

N° D'ORDRE
1344

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. ÉMILE ROUBAUD

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES
MEMBRE DE LA MISSION D'ÉTUDES DE LA MALADIE DU SOMMEIL
AU CONGO FRANÇAIS

1^{re} THÈSE. — LA « GLOSSINA PALPALIS », R. DESV. ; SA BIOLOGIE,
SON RÔLE DANS L'ÉTIOLOGIE DES TRYPANOSOMIASES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 Juin 1909 devant la Commission d'Examen.

MM. HAUG	<i>Président.</i>
CAULLERY	} <i>Examineurs.</i>
MATRUCHOT	

LAVAL

L. BARNEOUD & C^{ie}, IMPRIMEURS
8, RUE RICORDAINE, 8

—
1909

N° D'ORDRE

1344

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. ÉMILE ROUBAUD

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

MEMBRE DE LA MISSION D'ÉTUDES DE LA MALADIE DU SOMMEIL
AU CONGO FRANÇAIS

1^{re} THÈSE. — LA « GLOSSINA PALPALIS », R. DESV. ; SA BIOLOGIE,
SON RÔLE DANS L'ÉTIOLOGIE DES TRYPANOSOMIASES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 11/ Juin 1909 devant la Commission d'Examen.



MM. HAUG	<i>Président.</i>
CAULLERY	} <i>Examineurs.</i>
MATRUCHOT	

LAVAL

L. BARNEOUD & C^{ie}, IMPRIMEURS

8, RUE RICORDAINE, 8

1909

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... P. APPELL, *Profess.* Mécanique rationnelle.

Doyen honoraire G. DARBOUX. — Géométrie supérieure.

Profess. honoraires.....
 { L. TROOST.
 Ch WOLF
 J. RIBAN.

Professeurs.....
 LIPPMANN Physique
 BOUTY..... Physique.
 BOUSSINESQ Phys.mathém. et calcul des probabilités.
 PICARD Analyse supér. et algèbre supérieure.
 H. POINCARÉ..... Astronomie mathém. et mécan. céleste.
 Y. DELAGE Zoologie,anatomie,physiologie compar.
 G. BONNIER Botanique.
 DASTRE Physiologie.
 KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
 VÉLAIN..... Géographie physique.
 GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
 CHATIN..... Histologie.
 PELLAT..... Physique.
 HALLER..... Chimie organique.
 JOANNIS..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
 JANET..... Physique — —
 WALLERANT..... Minéralogie.
 ANDOYER..... Astronomie physique.
 PAINLEVÉ..... Mathématiques générales.
 HAUG Géologie.
 TANNERY..... Calcul différentiel et calcul intégral.
 RAFFY Application de l'analyse à la géométrie.
 HOUSSAY..... Zoologie.
 H. LE CHATELIER. Chimie.
 G. BERTRAND..... Chimie biologique.
 M^{me} P. CURIE..... Physique générale.
 CAULLERY Zoologie, Evolution des êtres organisés.
 C. CHABRIÉ..... Chimie appliquée.
 G. URBAIN..... Chimie.
 N..... Zoologie, anatomie, physiol. comparée.

Professeurs-adjoints.....
 PUISEUX Mécanique et astronomie.
 LEDUC..... Physique.
 HADAMARD..... Calcul différentiel et calcul intégral
 MATRUCHOT..... Botanique.
 MICHEL Minéralogie.
 BOUVEAULT..... Chimie organique.
 BOREL Théorie des fonctions.
 G. PRUVOT Anatomie comparée.

Secrétaire..... A. GUILLET.

A MON PÈRE, M. LE DOCTEUR ROUBAUD

A MON ONCLE, M. LE PROFESSEUR POIRIER

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CLERMONT

A TOUS LES MIENS

AU MAITRE E.-L. BOUVIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

*Hommage de reconnaissance profonde
et d'entière affection.*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550419_0036

A MONSIEUR LE DOCTEUR E. ROUX

MEMBRE DE L'INSTITUT ET DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
DIRECTEUR DE L'INSTITUT PASTEUR

A MONSIEUR F. MESNIL

CHEF DE LABORATOIRE A L'INSTITUT PASTEUR DE PARIS

INTRODUCTION

Connues des entomologistes depuis 1830, époque à laquelle WIEDEMANN créa le nom de genre *Glossina* et décrivit la première espèce, *G. longipalpis*, les mouches tsétsé n'occupent en biologie une place de premier ordre, que depuis 1895. A cette date, en effet, les remarquables recherches de BRUCE, au Zouloulouland, attirèrent de deux manières l'attention sur ces insectes.

Le savant anglais montrait qu'une espèce de tsétsés au moins, la *Gl. morsitans* Westwood, jouait un rôle tout particulier dans l'étiologie du *Nagana*, ou maladie de la mouche, trypanosomiase animale dont il découvrait et étudiait l'agent pathogène. Il faisait connaître, d'autre part, différents détails relatifs à la biologie de cette mouche, notamment son mode de ponte jusqu'alors insoupçonné : « Au lieu de donner naissance à des œufs, comme le font la majorité des diptères, les tsétsés produisent une larve de couleur jaunâtre, presque aussi large que l'abdomen de la mère. Cette larve est pourvue d'une calotte noire à l'un des pôles et de deux petites pointes à l'autre. Elle est annelée et compte dix segments. Immédiatement après sa naissance, la larve rampe avec une grande activité, à la recherche évidemment de quelque abri, de quelque trou pour se dissimuler. Dès qu'elle a trouvé un lieu de repos, elle commence immédiatement à changer de couleur et au bout de quelques heures elle s'est transformée en une pupé d'un noir de jais, ou nymphe ». Ces faits curieux ont constitué les premières notions acquises, sur le mode de reproduction des glossines. On savait désormais que ces Muscides, étroitement apparentés aux Stomoxes par l'ensemble de leurs caractères extérieurs, leurs habitudes et leur régime, s'en distinguaient absolument par un type de développement tout à fait spécial, dont on ne trouve d'équivalent chez les Diptères, que parmi les Pupipares parasites des Vertébrés.

La belle *Monographie des mouches tsétsé*, publiée en 1903 par AUSTEN, est venue fixer la systématique du groupe, préciser les caractères des différentes espèces, au moment où les expériences de BRUCE, NABARRO et GREIG, dans l'Ouganda, achevaient de consacrer l'intérêt de leur histoire en montrant qu'une autre espèce de tsétsé, la *Glossina palpalis* R. Desv., devait être incriminée dans la transmission du *T. gambiense* Dutton, l'agent spécifique de la maladie du sommeil. Depuis lors, des faits nombreux ont été accumulés, sous les efforts des différentes missions qui se sont suc-

cédées en Afrique, les uns relatifs à l'histoire propre des glossines diverses, les autres à la démonstration et à l'explication scientifique de leur rôle pathogène.

Les observations de BRUMPT, AUSTEN, KOCH, BAGSHAWE, FELDMANN, ZUPITZA, de 1903 à 1908, ont mis en lumière différents points de la biologie de *Glossina palpalis*, en particulier ont laissé entrevoir pour cette mouche un mode de reproduction analogue à celui de *G. morsitans*. Dans le domaine anatomique, SANDER (1905), puis MINCHIN (1906) ont donné une étude détaillée de l'organisation de la mouche adulte ; mais le travail le plus complet a été publié dans cet ordre d'idées par STUHLMANN, en 1907. Cet auteur a pu suivre, au laboratoire, dans l'Afrique orientale allemande, la ponte de *G. fusca* pendant plusieurs mois. Il a étudié minutieusement l'anatomie microscopique et l'histologie des différents organes de l'adulte ; expérimenté l'action de quelques facteurs sur le développement nymphal et sur la nutrition. L'étude de l'organisation larvaire a même été ébauchée, à vrai dire, d'une manière très imparfaite. Néanmoins ce travail reste un document de grande valeur pour l'histoire des glossines.

La question spéciale du rôle pathogène de ces mouches, de leurs relations avec les hémoflagellés agents des trypanosomiasés, a été marquée plus particulièrement par les travaux de NABARRO et GREIG (1904), GREIG et GRAY (1905), de KOCH (1906), MINCHIN, GRAY et TULLOCH (1906), de NOVY (1906), de STUHLMANN (1907), de MINCHIN (1907-1908). Nous détaillerons plus loin, avec l'exposé de ces recherches, leurs résultats variés et contradictoires. Disons seulement, d'une façon générale, que ces études multiples sont loin d'avoir éclairci le rôle des glossines dans l'étiologie des trypanosomiasés.

Deux questions en effet se sont posées dès le début, à la suite des premiers travaux de Bruce, qui réclament encore leur solution : ces mouches n'agissent-elles que comme de simples vecteurs mécaniques, en transportant le virus avec leur trompe d'un animal à l'autre, et dans ce cas on ne conçoit guère, pourquoi elles paraissent le faire d'une manière aussi spécifique, à l'exclusion des autres mouches piquantes ; ou bien, doit-on les considérer comme de véritables hôtes intermédiaires, jouant un rôle défini dans le cycle évolutif des trypanosomes du sang ?

Le programme des recherches de la Mission Française pour l'étude de la Maladie du sommeil, rédigé avec toute l'autorité de MM. BOUVIER, GIARD et LAFERAN, insistait d'une façon particulière sur les questions qui intéressent la biologie de la *Glossina palpalis*, et sur l'explication décisive de l'action exercée par cette mouche sur le trypanosome humain. Transportée dans le domaine général, cette question voyait en elle la clef du rôle joué par les glossines, dans l'étiologie des différentes trypanosomiasés d'Afrique. Sur la proposition spéciale de mon cher et éminent maître, M. le professeur BOUVIER, sur celle de M. le docteur ROUX, directeur de l'Institut Pasteur, j'ai eu l'honneur d'être désigné pour essayer de la résoudre.

Ce travail, contient l'exposé des recherches que j'ai poursuivies sur ce sujet, au Moyen Congo, d'une façon continue pendant un an et demi. J'ai tenu à mener de front les deux parties différentes de la tâche, qui s'est trouvée limitée d'ailleurs, en raison des circonstances, à la seule *G. palpalis*. Il fallait, pour être complètement renseigné sur

la valeur pathogène de l'insecte, apprendre à connaître ce que c'était que cette glossine, étudier ses mœurs, ses habitudes, ses réactions vis à vis du milieu, tout ce qui lui donne sa personnalité biologique et la différencie des autres mouches, en dehors de ses caractères extérieurs. Pour cela, à côté des observations dans la nature, l'élevage de l'insecte au laboratoire s'imposait. Cette seule question, qui a plus tard été résolue d'une façon très simple, m'a retenu au début pendant assez longtemps.

Lorsque les premières difficultés furent aplanies, lorsque je pus obtenir des larves et des pupes en nombre suffisant pour entreprendre quelques expériences, le travail de STUHLMANN sur *G. fusca*, parut. Je me trouvais être parvenu au même résultat, par les mêmes procédés que cet auteur, sans avoir pu bénéficier des tâtonnements subis par lui, au cours de ses années antérieures de recherches. Le grand développement apporté dans son travail à la partie anatomo-histologique, chez les mouches adultes, m'a déterminé à ne traiter ce sujet que d'une manière tout à fait accessoire. Cependant, pour l'étude des larves j'ai voulu aller plus loin, et préciser davantage leurs modifications anatomiques fondamentales, qui sont intimement liées à leur biologie : ce sujet, d'un grand intérêt, appelait une comparaison avec le mode d'adaptation similaire des Hippoboscides, qui n'avait pas été nettement mise en avant.

A la suite de ce travail, j'ai été conduit à reconnaître qu'il existe une convergence adaptative extrêmement remarquable, déterminée par des conditions physiologiques identiques, entre les Diptères Pupipares, parasites des vertébrés à sang chaud, et les Stomoxydes aberrants que sont les glossines, qui ne sont point des parasites typiques mais se comportent de la même manière. En second lieu, au point de vue pratique, l'étude de la sensibilité propre de la *palpalis* vis-à-vis de certaines conditions de température et d'humidité réalisées dans son milieu, permet de montrer qu'on peut espérer trouver, dans une modification relativement facile de ces conditions dans la nature, une arme de choix contre cette glossine.

L'importante question de l'évolution des trypanosomes chez la mouche, a réuni la plus grande partie de mes efforts. Pour que ces recherches puissent offrir un certain caractère de généralité, il y avait intérêt, en l'absence de glossines d'espèces variées, dans la région où nous opérons, à les faire porter sur différents types de virus ; notamment s'il était possible, sur un virus dont la zone d'endémicité fût en dehors des zones à *G. palpalis*. Grâce à l'obligeance toute particulière de M. MESNIL, qui s'est intéressé au plus haut point à mes recherches, et m'en a facilité l'exécution dans la plus large mesure possible, j'ai pu avoir à ma disposition, par l'intermédiaire dévoué du docteur TRAUTMANN, des troupes coloniales, le virus du Nagana du Zouloulouland, type de l'Institut Pasteur. On verra plus loin, l'importance qu'a eu pour mes travaux l'emploi de ce virus, et les conclusions intéressantes qu'il m'a permis de mettre en évidence.

Si, au point de vue morphologique, j'ai pu pousser la question à un degré satisfaisant, qui permet de la considérer comme jusqu'à un certain point, résolue, en revanche, la partie expérimentale de la transmission des parasites se trouve encore manifestement en souffrance. C'est de ce côté, surtout, que les difficultés ont été grandes, pour deux raisons : tout d'abord, la rareté relative des glossines, à Brazzaville, qui ne

m'a pas permis de faire porter les expériences sur un nombre de mouches assez considérable, dans la plupart des cas ; et aussi la pénurie non moins grande des animaux sensibles, des singes en particulier, qui m'a interdit de multiplier ces expériences. A cet égard, je ne puis considérer ces recherches que comme simplement amorcées.

Le présent travail sera divisé en deux parties. L'une, est relative à l'étude des conditions de vie et de développement de *Glossina palpalis*, l'anatomie étant réduite à quelques notions essentielles, dans un but de comparaison biologique entre les Stomoxes et les Diptères Pupipares. L'autre, a trait aux rapports de la mouche avec les Trypanosomes. Si les résultats qui s'en dégagent offrent quelque intérêt, je me plais à en rapporter l'hommage aux Maîtres qui m'ont manifesté leur confiance et leur sympathie, et qui m'ont guidé de leurs conseils.

M. le professeur BOUVIER qui a orienté mes recherches dans le domaine des insectes piqueurs, qui m'a prodigué si souvent les témoignages de sa sollicitude profonde et de son amitié franche et simple, réconfort précieux aux heures d'isolement en Afrique, a droit en retour à l'expression de mon entière reconnaissance et de mon affection. M. le docteur ROUX, qui m'a également, dans des occasions diverses, manifesté son bienveillant appui et son estime ; M. MESNIL, qui a mis à ma disposition complète, toute sa science et toutes les ressources de son laboratoire, recevront ici le tribut de ma gratitude la plus vive. J'associe à leurs noms celui de mon cher oncle, M. le doyen POIRIER, de l'Université de Clermont, qui a guidé mes premiers pas dans la carrière et n'a cessé de me réserver, avec l'accueil le plus sincèrement affectueux, la part la meilleure de ses conseils et de son expérience. Enfin, je ne puis oublier ce que je dois, aux relations charmantes que j'ai eues comme entomologiste, avec mon excellent ami, M. le docteur VILLENEUVE, de Rambouillet, dont les connaissances font autorité en diptérologie systématique.

1. Ce mémoire est extrait *in extenso* du Volume publié sous les auspices de la Société de Géographie : Rapport de la Mission d'Etudes de la Maladie du Sommeil au Congo Français, 1906-1908. Ce volume réunit l'ensemble des Documents scientifiques recueillis par la Mission Française, qui fut organisée en 1906 par la Société de Géographie, sur l'initiative de M. LE MYRE DE VILERS, président. La pagination et le numérotage des figures ont été conservés.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE
ET LES ADAPTATIONS
DE LA *GLOSSINA PALPALIS*

Généralités — Habitat — Migrations

Glossina palpalis a été décrite en 1830, par ROBINEAU-DESVOIDY, dans ses *Essais sur les Myodaires*, sous le nom de *Nemorhina palpalis*. Les caractères morphologiques distinctifs de cette espèce sont actuellement trop connus pour qu'il y ait lieu d'y insister d'une façon spéciale. Nous les résumerons simplement de la manière suivante :

Espèce de 8 à 10 mm. ; Tarses des pattes postérieures entièrement noirs, ou bordés de noir. Fémurs, et antennes sombres.

Les dimensions différencient l'espèce de ses congénères de grande taille comme *G. fusca* Walk. ou de taille réduite comme *G. tachinoides* Westw. La couleur des tarses, la place dans un groupe à part avec cette dernière et *G. pallicera* Bigot, dont la teinte claire des antennes permet de la distinguer aisément. Ces Glossines à tarses postérieurs sombres paraissent, biologiquement aussi, très différentes des formes à tarses clairs, en ce qu'elles recherchent l'abri des zones boisées humides, tandis que les autres (type *G. morsitans* Westw.) affectionnent les savanes découvertes. Deux variétés de *G. palpalis* ont été récemment décrites par AUSTEN et C. FRANÇA. L'une, la variété *Wellmani* d'Austen, est remarquable par ses fémurs entièrement clairs. Elle paraît localisée au voisinage de la rivière Couanza dans l'Angola (WELLMAN, 1905). L'autre, *G. Bocagei* de C. França (1905) est caractérisée par l'absence de taches noires aux tarses de la première paire de pattes et par ses fémurs plus clairs. Cette variété existe au Congo ; nous en avons rencontré plusieurs exemplaires au voisinage de l'embouchure du Kassaï, notamment à Berghe Sainte-Marie. On la rencontre aussi aux environs de Brazzaville.

Noms indigènes et locaux. — La *palpalis* est très connue au Congo français de tous les indigènes. S'ils ignorent complètement son rôle pathogène, et se soucient peu de ses piqures en général, ils sont en revanche parfaitement fixés sur ses habitudes diurnes et nocturnes, sur sa localisation, sur son mode de nutrition. Dans la région de Brazzaville, les Batékés et les Bakongos, nous ont bien des fois signalé que la mouche, dans les villages, « mange les hommes, les chiens et les cochons ». Son nom indigène varie extrêmement suivant les régions ; aucun ne rappelle d'ailleurs le terme de tsétsé, qui ferait allusion au bourdonnement spécial produit par le vol. Les M'Boschis la nomment « n'dégondouïa », les Ballalis « ouaka », les Manyangas « maguéko », « ékoa », etc. Quant aux voyageurs européens au Congo, ils désignent couramment la

mouche sous les termes de mouche des rivières, mouche de pirogues, mouche à éléphants, etc. Son port particulier en raison du croisement des ailes au repos sur le dos, (Pl. I, fig. 5) leur permet aisément de la différencier des autres mouches piquantes.

Distribution géographique

La *Glossina palpalis* est exclusivement africaine. Sa distribution géographique dont les premiers jalons ont été posés par AUSTEN en 1903 et 1905, se précise davantage aujourd'hui, grâce aux nombreux travaux d'auteurs et d'observateurs très divers, parmi lesquels nous citerons plus particulièrement : LAVERAN (1905-07-*b* ; 08-*b*), BRUMPT (1905), KOCH (1905-07), WELLMAN (1906), ADAMS (1907), NEWSTEAD, DUTTON ET TODD (1907), G. MARTIN (1907), BOUET (1907-1908), BOUFFARD (1907-1908), HUBERT (1907), RODHAIN (1907), SHEFFIELD NEAVE (1908), FELDMANN (1908), H. ENSOR (1908), etc.

L'aire de répartition de la mouche dessine en Afrique deux larges bandes, l'une centrale, l'autre côtière mais exclusivement occidentale (fig. 78).

La bande centrale paraît atteindre sa limite extrême vers l'Est, dans le bassin du Nil à la longitude du lac Rodolphe (36° long. E.) ; Brumpt a signalé la mouche à la rivière Omo. Elle s'étend sur tout le pourtour des lacs équatoriaux Albert et Albert Edouard, du lac Victoria, effleure le Tanganyika, et le lac Moëro. On peut considérer qu'elle envahit toute l'étendue du bassin du Congo et de l'Oubanghi depuis les sources (Brumpt) jusqu'à la côte. Les rives du grand fleuve de l'Afrique équatoriale et de ses tributaires constituent donc par excellence son domaine d'élection. La limite sud de cette zone peut être tracée dans le Katanga vers le 11° de latitude Sud (Sheffield Neave) ; la mouche s'écarte entièrement *actuellement*¹ du bassin du Zambèze. Au Nord, dans les provinces méridionales du Bahr-el-Ghazal, H. ENSOR a constaté la présence de la mouche le long des rivières Soueh, Ibbah, Ouaou, Meridi, etc., jusque vers le 7° de latitude. De même, dans le haut bassin du Chari, les documents qui nous

1. Le bulletin n° 3 (1909) du *Sleeping Sickness Bureau*, signale l'existence dans la collection du British Museum de trois exemplaires de *Glossina palpalis* qui ont été recueillis dans le bassin du Zambèze en 1864, où l'on ne rencontre plus la mouche actuellement. La distribution des autres espèces de Glossines dans ce même bassin aurait également varié depuis cette époque. C'est là une intéressante constatation qui montre que l'extension géographique actuelle de ces mouches n'est pas plus définitive que ne l'est le régime hydrographique des grands cours d'eau africains dans leurs zones de partage. La région des sources du Zambèze est manifestement en voie de dessèchement (GERMAIN, 1909), et il est très probable que, naguère encore, des communications faciles y existaient avec les plus hauts affluents du Congo, qui permettaient une extension plus méridionale de la *palpalis*.

sont parvenus de cette région par les soins du commandant de cercle, nous permettent d'arrêter son extension à la latitude de Fort-Crampel également vers le 7° Nord. On peut donc dire que le 8° degré de latitude Nord marque une barrière naturelle absolue, à la limite méridionale du Soudan anglo-égyptien et du Soudan central que la *palpalis* ne peut dépasser.

La bande côtière atteint sa limite Sud à la rivière Couanza dans l'Angola, vers le 10° Sud de latitude (Wellman). Elle s'étend à partir de là, sans doute en bande conti-

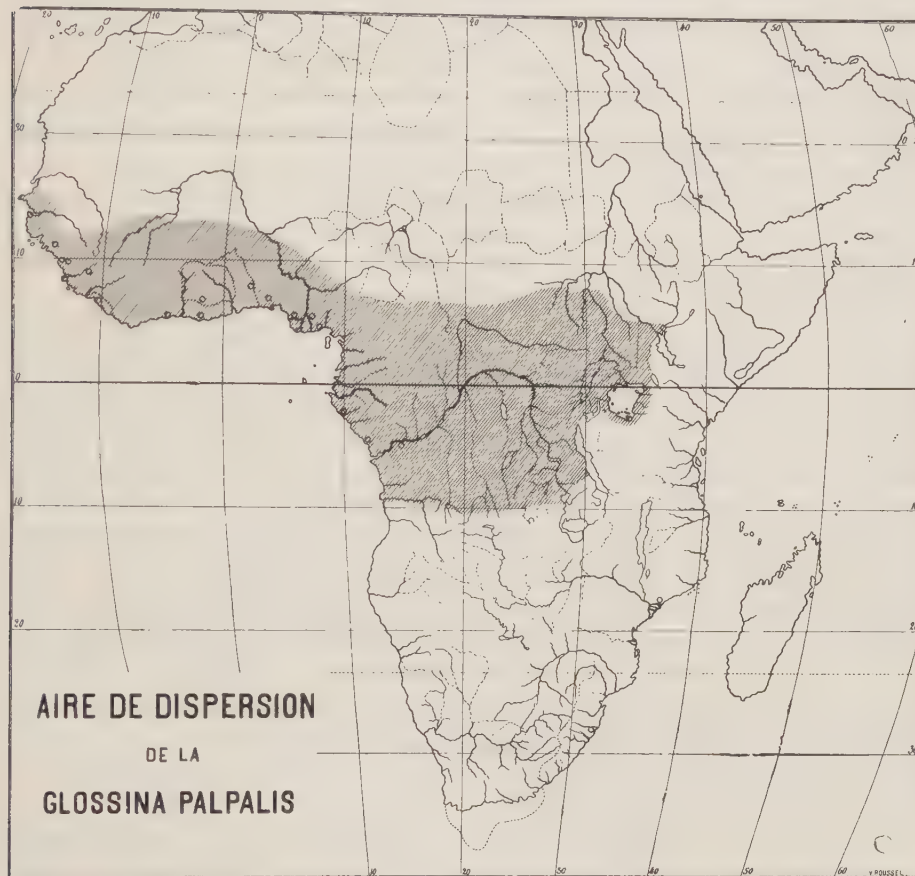


Fig. 78.

nue, tout le long de la côte occidentale jusqu'à Rufisque, se raccordant au niveau du Gabon et du Cameroun avec la précédente. Les abords du Cap-Vert (15° lat.) marquent le point le plus extrême de son extension sur le littoral. Dans l'intérieur, sa limite septentrionale absolue est donnée sensiblement par le 14° parallèle. Dans le Haut-Sénégal et Niger elle atteint cette latitude (Bouffard), tandis qu'elle paraît s'arrêter vers le 13° au Dahomey (Hubert), et au 12° dans l'hinterland de la Guinée française (G. Martin). On voit donc que la *palpalis* s'élève d'environ 5 degrés plus haut vers le Nord, dans la région du Soudan nigérien, que dans l'Afrique du centre.

Les conditions qui influencent la répartition géographique de l'insecte sont difficiles à préciser actuellement avec exactitude. Il semble que dans toute cette zone, la mouche suive assez exactement la distribution de la grande végétation forestière, remontant assez loin dans les zones de savanes grâce aux cordons boisés des cours d'eau, qui constituent la formation bien connue des *Galeries forestières*. Ainsi, d'après A. CHEVALIER (1908), les *Galeries* qui prolongent vers le cœur du Soudan la grande forêt équatoriale, s'étendent jusque vers le 8° degré Nord dans le Soudan central, vers le 12° au Soudan nigérien. Les limites de cette zone de végétation coïncident donc sensiblement avec celles de la Glossine, et l'on serait tenté de voir dans la disparition naturelle de la végétation des *Galeries*, la seule barrière immédiate qui entrave l'extension de cette mouche. Cependant du côté du Zambèze, d'après SHEFFIELD NEAVE (1908), les choses ne seraient pas aussi simples. Alors que la végétation boisée des rives ne s'est pas encore modifiée, la *palpalis* s'écarte du bassin de ce fleuve, en même temps que l'altitude générale de la faune se transforme. La mouche appartiendrait ainsi à la province zoologique Ouest-Equatoriale, qui n'a pas accès dans le bassin du Zambèze; elle serait plutôt liée à la nature de la faune, qu'à celle de la végétation. Le problème est assez complexe et les données manquent actuellement pour essayer de le résoudre.

Conditions climatiques. — On peut considérer la *Glossina palpalis*, comme adaptée, d'après la nature même de sa localisation géographique, au climat de la grande végétation forestière. Or, les conditions climatiques qui permettent le développement de la forêt équatoriale, sont, d'après le traité classique de SCHIMPER (1898), en dehors d'une chute annuelle de pluies considérable, dont il n'y a pas lieu de tenir compte directement pour la biologie de la mouche, une température moyenne supérieure à 20° C., et une humidité atmosphérique presque constamment supérieure à 70 0/0 pendant le jour, qui atteint facilement le point de saturation pendant la nuit.

Dans la région équatoriale, règne en particulier une température très égale, dont les écarts moyens entre les mois les plus chauds et les mois les plus froids n'excèdent pas 5° C.

Les moyennes suivantes empruntées à HANN (1897) donnent une idée des conditions thermiques moyennes auxquelles sont soumises les *Glossina palpalis* en des points très divers du Congo et du Gabon.

Localités	Latitude	Altitude	Température annuelle	Mois le plus froid	Mois le plus chaud	Différence annuelle
Vivi.	5°40' S.	112 m.	24,5	21,4	26,4	5,0
Bolobo	2,10	328 »	25,3	24,7	25,9	1,2
Liranga.	0,30	300 »	24,9	24,2	26,1	1,9
Bangala	4°32' N.	347 »	24,3	23,7	25,4	1,7
Gabon (Ssibange). ,	0,25	90 »	24,5	22,4	25,4	3,0

A Brazzaville même, les moyennes ci-dessous ont été relevées pendant l'année 1907, à l'observatoire météorologique. Nous en devons la communication à M. le pharmacien aide-major Torchet.

Mois	Moyennes des T. extrêmes		Moyenne
	Minima	Maxima	
Janvier	20,43	31,45	25,94
Février.	20,33	31,66	25,99
Mars	20,90	32,60	26,75
Avril	20,49	32,09	26,14
Mai	20,81	30,75	25,78
Juin	16,98	27,28	22,13
Juillet	14,37	26,70	20,53
Août	15,63	28,53	22,08
Septembre.	19,18	31,15	25,17
Octobre	19,91	31,25	25,58
Novembre.	20,23	31,45	25,84
Décembre.	20,36	30,36	25,36
Moyenne annuelle . .	19,11	30,43	24,77

Dans la zone côtière équatoriale et tropicale, les moyennes suivantes, également données par Hann, montrent que les variations thermiques entre les maxima et les minima mensuels ne sont guère plus sensibles.

Localités	Latitude	Moyenne annuelle	M. du mois le plus froid	M. du mois le plus chaud	Différence annuelle
Cap-Vert	14°54' N.	24,5	22,4	26,7	4,3
Bathurst	13,24	24,2	21,6	26,4	4,8
Sierra-Leone.	8,30	25,9	24,5	27,1	2,6
Bafoulabé.	13,52	27,6	23,3	32,7	9,4
Gould-Coast	5,40	26,2	23,6	27,7	4,1
Lagos	6,12	26,6	24,9	28,1	3,2
Cameroun	4,2	25,2	23,7	26,5	2,8
Saint-Paul-Loanda . .	8°49' S.	23,6	19,9	26,2	6,3

On voit donc que la *Glossina palpalis*, si l'on tient compte des données fournies par l'examen de sa répartition géographique, exige un climat très égal dont la moyenne thermique toute l'année est voisine de 25° C. Nous verrons qu'il n'y a pas lieu de faire intervenir les variations nycthémerales d'une façon sensible en raison de la localisation de la mouche dans les zones ombragées.

Le degré hygrométrique de l'air est toujours très élevé dans la région forestière. Il est naturellement soumis à des variations locales de causes multiples. A titre d'indications, nous donnerons simplement ici les moyennes mensuelles qui ont été relevées à Brazzaville en 1907.

Mois	Moyennes		Moyenne 0/0
	maximum à 8 h. matin	minimum à 8 h. du soir	
Janvier	84,1	66,8	75,4
Février.	88,1	66,9	77,5
Mars	85,8	64,5	75,1
Avril	86,1	62,2	74,1
Mai	90,2	67,4	78,8
Juin	92,1	67,5	79,8
Juillet	89,7	58,2	73,9
Août	85,5	53,6	69,5
Septembre	80,0	56,5	67,7
Octobre	82,6	58,7	70,6
Novembre	87,23	64,10	75,6
Décembre	87,2	70,6	78,9
Moyenne annuelle . .	86,5	63,0	74,7

Habitat. — Ses conditions.

Tous les observateurs (BRUMPT, KOCH, FELDMANN, ZUPITZA, HODGES, etc.), s'accordent à reconnaître que la *G. palpalis* aime l'ombre et la fraîcheur. Elle fréquente les rives des cours d'eau boisés, et disparaît lorsque l'ombrage des arbres lui fait défaut. ENSOR (1908), au Soudan anglo-égyptien, a remarqué que la mouche n'existe pas sur les bords des cours d'eau déboisés, malgré la présence de hautes herbes qui pourraient cependant lui fournir une ombre convenable. ZUPITZA (1908) signale qu'au Cameroun on ne la rencontre pas dans la Mangrove, sans doute parce que l'ombrage des palétuviers n'y est pas assez dense. Il rencontre au contraire la glossine, là où la forêt proprement dite commence, en terrain non salé. Au contraire AUSTEN indique dans son traité classique, qu'en Sierra Leone elle est très abondante dans la Mangrove, à tel point qu'on l'y désigne sous le nom de *Mangrove-fly*.

D'après des observations inédites du Dr BOUET, en côte d'Ivoire et au Dahomey, la *palpalis* est fréquente sur le bord des lagunes et dans les palétuviers. On l'observe même dans des endroits complètement dépourvus d'arbres, où le sol n'est couvert que d'une herbe plus ou moins haute, souvent en partie inondée. THIROUX, WURTZ et TEPPAZ (1908) ont signalé la glossine dans des endroits toujours humides, souvent au voisinage de trous d'eau creusés artificiellement par les indigènes, dans la région des Niayes et de la Petite Côte, au Sénégal.

Au Congo, nous n'avons jamais rencontré la mouche qu'au bord immédiat des cours d'eau dont les rives sont couvertes d'une épaisse végétation forestière (fig. 79). Nous ne l'avons trouvée que d'une façon exceptionnelle, et toujours très rare, au voisinage des mares sans écoulement, lorsque ces eaux stagnantes n'étaient pas en rapport immédiat avec un ruisseau d'eau courante ; dans les forêts claires, les petits bois peu touffus où la sécheresse commence à se faire sentir, nous ne l'avons jamais observée.

La zone d'habitat de la *fusca*, qui se cantonne dans les buissons, les bouquets d'arbre, aux endroits humides, mais assez loin des cours d'eau, ne convient pas à la *palpalis*. De même, nous n'avons pas rencontré cette dernière dans la forêt marécageuse, dans les parties du cours de certaines rivières telles que l'Alima, dont les berges sont incertaines, où la végétation est toujours inondée à sa base. Elle reparait au contraire aux endroits où le sol s'affermir, où les rives sont mieux définies. Ces observations sont conformes à celles de Hodges (1909), qui décrit les zones à *palpalis* comme caractérisées par des ombrages épais, à proximité des cours d'eau dont les berges sont bien accusées.

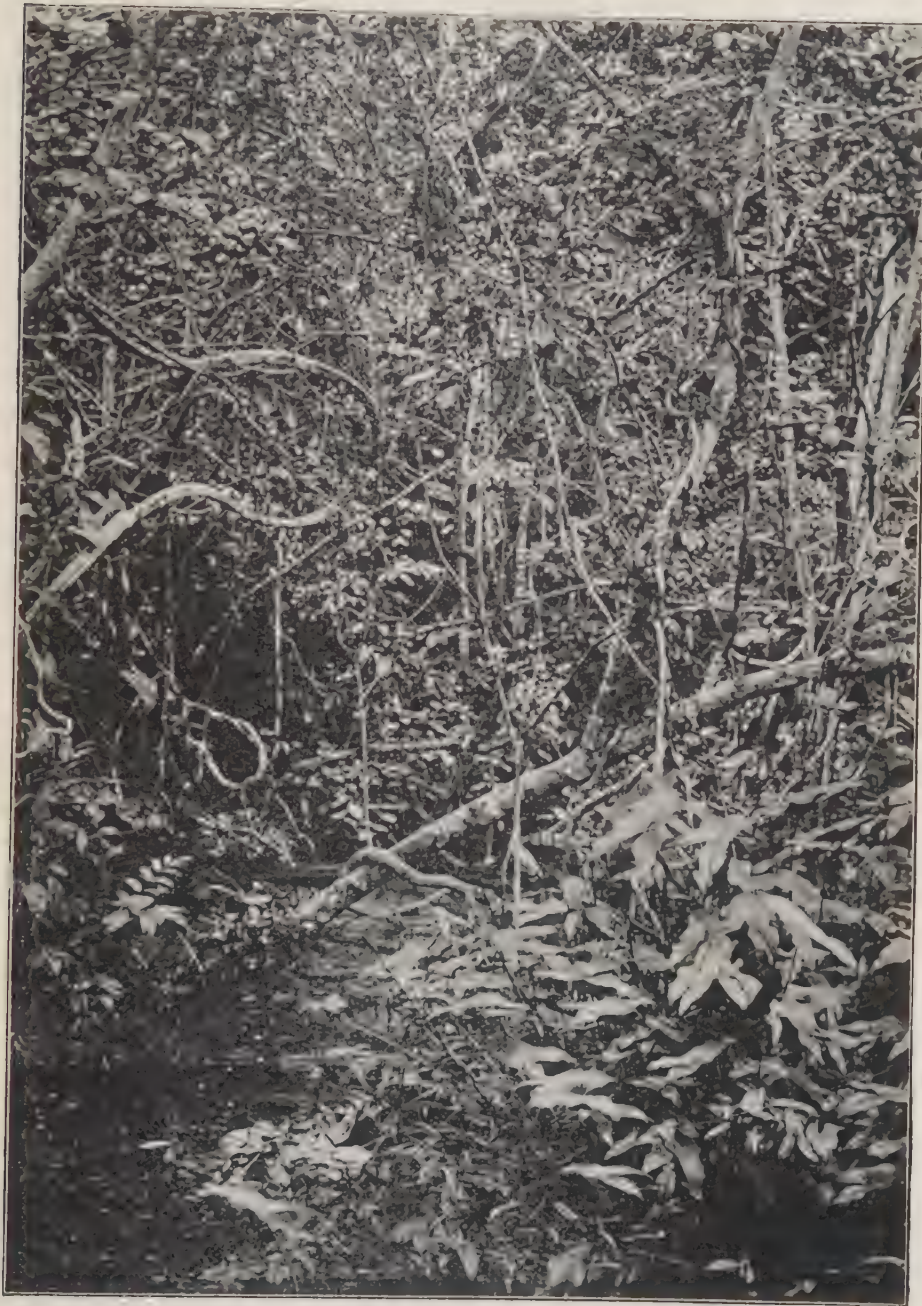


Fig. 79. — Gîte à *Gl. palpalis* : conditions de végétation.

Sur le littoral du Gabon, à Libreville et au Cap Lopez, nous n'avons pas rencontré la mouche dans la Mangrove, même dans une région où le gibier abonde, et où par suite les mouches pourraient être attirées en nombre considérable. Il semble donc que

suivant certaines circonstances, probablement d'ordre géographique et climatérique, les conditions d'habitat de la *palpalis*, puissent varier. Jamais, en particulier, il ne nous a été donné de constater la présence de la mouche dans des zones herbeuses plus ou moins inondées, entièrement déboisées, telles que celles que le Dr Bouet nous a personnellement signalées, avec documents photographiques à l'appui. Dans les marais à papyrus de l'estuaire du Congo, entre Boma et la pointe de Banane, la *palpalis* n'existe pas. Il en est de même au Soudan anglo-égyptien d'après les observations de H. Ensor.

Somme toute, d'après nos constatations personnelles, nous n'hésitons pas à dire qu'au Congo, dans la région équatoriale, *Glossina palpalis* présente une zone d'habitat remarquablement constante et nettement définie. Il lui faut l'ombre épaisse des galeries forestières au voisinage immédiat des cours d'eau. Dans ces conditions deux facteurs s'imposent manifestement comme les déterminants directs de cette localisation :

1° Une température élevée et constante, la mouche étant à l'abri de l'action directe des rayons solaires et des variations nycthémérales de l'air extérieur ;

2° Un degré hygrométrique constamment voisin du point de saturation, en raison du voisinage immédiat de l'eau, et de la vaporisation intense, produite par le développement foliaire d'une végétation puissante.

Influence de la nutrition sur la localisation. — Gîtes.

Les conditions *physiques* réalisées dans la zone d'habitat de la mouche, ne constituent pas les seuls facteurs capables d'y déterminer sa présence. Lorsqu'on voyage à proximité des cours d'eau boisés, dont la végétation est suffisamment intense pour lui constituer un milieu d'habitat favorable, on constate que, toutes les conditions restant les mêmes, la mouche peut exister en abondance, dans une certaine étendue de la zone boisée, alors qu'ailleurs elle peut être absente ou excessivement rare ; souvent même elle se localisera à un petit territoire très circonscrit.

Il faut remarquer tout de suite que, sur les bords des grands cours d'eau, lorsque la végétation s'y maintient constamment favorable sous l'influence des conditions telluriques et s'il existe du gros gibier au voisinage, ces observations seront le plus souvent assez difficiles à réaliser : les glossines se rencontreront pour ainsi dire partout, et les endroits où elles prédominent ne pourront guère être précisés. Mais si l'on s'adresse à des cours d'eau de faible importance, dans des régions où le gibier est rare,



Fig. 80. — Gîte au voisinage de l'homme en pays bakongo.

on verra la mouche se cantonner d'une manière beaucoup plus étroite, en certains points de sa zone d'habitat, et l'observation montre alors, que ces places privilégiées

sont celles où la glossine peut être assurée de rencontrer d'une façon régulière les êtres dont elle suce le sang. Tantôt ce seront les endroits fréquentés par des animaux domestiques ou sauvages, tantôt ceux où l'homme lui-même se rend à l'eau (fig. 80), soit à la traversée d'un gué ou d'un pont sur le passage d'une piste indigène, soit à proximité d'une agglomération citadine ou d'un village.

Les mouches attendent, à petite distance, l'arrivée certaine de leurs hôtes, se gorgent de leur sang pendant les quelques instants où ceux-ci paraissent, puis se retirent pour digérer à loisir dans la végétation environnante, sans s'écarter beaucoup de l'endroit qui leur fournit la nourriture. Nous avons donné (1908-c) le nom de *gîtes* à ces zones privilégiées, à ces lieux d'élection où la glossine abondamment nourrie stationne et se multiplie, alors qu'ailleurs elle est rare ou absente, et qui seront définis, à la fois par les *conditions physiques* de l'habitat et par les *conditions de nutrition*. Il faut entendre simplement ce terme d'une façon très générale, comme se rapportant à une certaine étendue du cordon riverain de végétation forestière, aux alentours du point fréquenté, où l'on est sûr de constater la présence de la mouche ; mais sans spécifier en aucune manière les endroits précis où les mouches peuvent s'abriter dans l'épaisseur des fourrés, à la surface du sol, ni les lieux où elles déposent leurs pupes.

Alors que la plupart des auteurs se sont attachés à montrer que les espèces animales les plus diverses pouvaient servir à la nutrition des glossines, on ne trouve guère formellement esquissé dans la littérature que ces mouches puissent, dans certains cas, assurer leur subsistance au détriment exclusif des êtres humains. AUSTEN en 1903 définissait les tsétsés d'une façon générale comme ennemies des villages, et fuyant la présence de l'homme. En 1904, au contraire, il montrait, d'après les observations de la mission anglaise dans l'Ouganda, que *Glossina palpalis* paraissait avoir des rapports plus directs que les autres glossines avec l'homme. Seul ZUPITZA (1905) est arrivé par l'examen microscopique du sang contenu dans le tube digestif de mouches capturées à Duala (Cameroun) et par des observations diverses, à conclure que, dans cette localité, les mouches se nourrissaient en majeure partie du sang de l'homme. Cette notion est, à notre avis, d'une importance très grande. D'autres auteurs ont noté d'ailleurs, mais sans en tirer de conclusions bien fermes, la présence de *Glossina palpalis* au voisinage des points fréquentés par les indigènes. THIROUX, WURTZ et TEPPAZ (1908) au Sénégal ; H. ENSOR dans les provinces du Bahr el-Ghazal, ont constaté ce fait.

Dans toute la région du Bas-Congo français, où le gibier sauvage est excessivement rare, où les cours d'eau importants sont peu nombreux, alors qu'il existe un réseau excessivement développé de ruisseaux et de petites rivières dont les bords sont garnis d'une végétation épaisse strictement riveraine, nous avons observé la localisation de la *palpalis*, au voisinage de l'homme, avec la plus grande netteté. Au passage des gués, aux lieux de campement des caravanes qui se font toujours à proximité de l'eau, aux « trous à manioc » où les femmes indigènes vont immerger les racines de la plante pour les soumettre à la putréfaction, à tous les points d'eau où les gens des villages fréquentent journellement (fig. 80), on peut rencontrer des glossines. Or on

n'entretient dans les villages qu'un petit nombre d'animaux domestiques, surtout des porcs, qui sont aussi la proie des mouches mais qui ne peuvent jouer qu'un rôle tout à fait secondaire, en raison de leur extrême rareté, dans la formation des gîtes. Il en est certainement de même dans des territoires de configuration physique absolument



Fig. 84. — Plan des gîtes de Brazzaville.

Les zones fréquentées par les glossines sont marquées par un cercle à secteurs noirs ; les sentiers, par une ligne pointillée ; les galeries forestières par les hachures plus foncées bordant les cours d'eau.

semblables à la région du Bas-Congo, comme celui de la Haute-Sangha par exemple, où les conditions de la vie des indigènes seront les mêmes, et par suite aussi, en l'absence de gros animaux domestiques ou sauvages, celles des glossines.

Aux environs de Brazzaville et à Brazzaville même, la position des gîtes a pu être nettement définie ; on peut se rendre compte de leur situation par l'examen de la carte

ci-jointe qui a été dressée d'après nos indications par M. Weiss (fig. 81). Sur les rives du fleuve, des déboisements naturels ou artificiels ont isolé quelques bouquets de végétation forestière entre les points désignés : débarcadère de la Briqueterie et débarcadère Gomès. Il y a là entre la route qui longe le Congo et le bord de l'eau, sur deux cents mètres environ d'étendue, un reste de l'ancienne bordure boisée, véritable forêt vierge, qui couvrait autrefois d'une façon continue cette rive du fleuve. Aux hautes eaux, le sol est en grande partie inondé et des mares couvertes de Nymphéacées subsistent pendant toute l'année, alimentées par des ruisselets qui descendent à chaque pluie violente, des terrains plus élevés du bord de la route. En aval de ce noyau subsistant de végétation forestière, des déboisements importants ont eu lieu en arrière de La Briqueterie sur une longueur de trois à quatre cents mètres. A partir de ce point reparaît inaltérée la grande végétation riveraine, en dehors de la ville.

En suivant toute l'étendue des bords du fleuve, à Brazzaville, les glossines ne se rencontrent en abondance que dans l'îlot forestier compris entre les deux débarcadères mentionnés. Or il existe là toute l'année une circulation d'indigènes active, soit de gens employés au chargement de vapeurs fluviaux, d'ouvriers chargés des réparations, soit de femmes indigènes, de serviteurs d'Européens qui viennent au fleuve se baigner ou laver du linge. Aucune trace de gros gibier n'a jamais été relevée dans ce point. Les oiseaux d'eau ne s'y rencontrent pas ; les gros reptiles sont très rares et ne sont représentés que par des grands Ophidiens, des pythons qui font quelquefois leur apparition au voisinage du fleuve, mais d'une manière exceptionnelle. Les quelques bovidés du troupeau de Brazzaville ne sont jamais conduits au voisinage de ce gîte. Ils sont cantonnés beaucoup plus loin et hors de l'atteinte des glossines. Or, l'examen du contenu intestinal de 150 mouches capturées dans le gîte, ne nous a montré que deux fois, des hématies elliptiques et nucléées de grande taille, qui pouvaient appartenir à des batraciens ou à des reptiles. Dans tous les autres cas où l'on a pu distinguer leur forme, il s'agissait d'hématies de mammifères. Comme les seuls animaux de cette classe, existant à cet endroit, ne peuvent être, d'après nos observations, que de petits rongeurs, des lémurins (*Galago Demidoffi*, Fisch.), de petit carnassiers, tous plus ou moins nocturnes et qui échappent aisément aux atteintes des glossines, on est forcé d'admettre que, dans ce gîte, les mouches se nourrissent exclusivement du sang de l'homme. Les mêmes observations s'appliquent aux autres gîtes de Brazzaville.

L'emplacement dit de la Briqueterie, constituait au début de notre arrivée un gîte assez important, mais où les mouches étaient plus rares qu'au gîte précédent. Mais des déboisements importants, aux alentours de l'atelier de confection des briques, les ont fait disparaître. Ici encore, les mouches se sont localisées nettement au voisinage d'un point habité. Entre la Briqueterie et un sentier qui mène du fleuve au village de M'Bama, on ne rencontre pas de mouches, bien que la végétation soit intense, les conditions de milieu identiques à celles des gîtes précédents et que des traces de gros mammifères (hippopotames) y aient été fréquemment observées. La glossine reparaît, au contraire, au voisinage du sentier, où les gens du village de M'Bama se rendent journellement pour leurs usages domestiques.

Le long des ruisseaux, à l'intérieur de la ville, la localisation de la *palpalis* est également très suggestive. Le long du cours de la M'Foa qui est excessivement boisé, on ne

rencontre que quelques exemplaires isolés, au voisinage du Congo. Par contre un *gîte* très important a été remarqué vers la source de ce ruisseau, au passage d'un sentier indigène très fréquenté qui mène dans la direction du village de M'Pila. Alors qu'à cent mètres à peine de cet endroit, les glossines ne faisaient leur apparition que d'une façon tout à fait exceptionnelle, dès qu'on s'engageait dans le sentier qui mène au point de passage du ruisseau les mouches venaient en nombre vous assaillir et vous piquer. Un autre gîte a été noté sur le ruisseau dit de la mission, en arrière de la mission des sœurs, à un endroit où constamment des indigènes viennent puiser de l'eau.

Un autre ruisseau, désigné sur la carte sous le nom de ruisseau Gomès, et qui a été déboisé sur la plus grande partie de son cours, présente encore un gîte à glossines à proximité du campement des miliciens indigènes, qui, à toute heure du jour, viennent y vaquer à leurs travaux de propreté, soit seuls, soit accompagnés de leurs femmes ou de leurs enfants. Le ruisseau dit de la Glacière, avant les travaux d'assainissement qui y ont été opérés, était infesté par les glossines, depuis le point où il se jette dans le Congo, jusque vers le milieu de son parcours, à un endroit précisément où, journellement, les boys de Brazzaville viennent en nombre laver le linge et se baigner, où des caravanes entières d'indigènes passent à certains jours, pour se rendre au marché ou retourner à leurs villages dans la direction de Linzolo et de Kimpanzou. Dans la partie du ruisseau qui confine à la source, alors que les conditions de végétation et d'humidité restent les mêmes, il a été tout à fait exceptionnel de rencontrer une seule glossine, sauf à une époque où une équipe de travailleurs vint y séjourner pendant quelques semaines, pour y procéder à des travaux de captage de la source ; à ce moment les glossines parurent en quantité plus grande, pour s'éloigner définitivement lorsque le travail eut cessé. Cette partie du ruisseau n'est en effet jamais fréquentée par les indigènes. Ainsi s'affirme cette notion extrêmement nette, que les mouches peuvent être attirées en des points particuliers d'une zone d'habitat donnée, et s'y maintenir d'une façon constante, *par suite exclusivement de la présence de l'homme*. La *palpalis* nous paraît être, de toutes les glossines, celle dont les rapports avec l'homme sont les plus fréquents et aussi les plus exclusifs.

Lorsque des troupeaux abondants existent dans une région, ou des animaux sauvages pouvant leur offrir une proie facile, les glossines abondent dans toute la longueur des rives du cours d'eau, qui constituent alors un gîte *continu* d'une grande étendue. C'est la règle habituelle pour les fleuves ou les grandes rivières, où la mouche pullule d'une façon presque toujours plus grande, parce qu'en dehors du gros gibier, une foule d'êtres, oiseaux, gros reptiles, gros batraciens, en général plus rares au bord des petits cours d'eau, pourront ici subvenir à ses besoins alimentaires.

Les gîtes très circonscrits, où les mouches sont abondantes dans un rayon très court, sont comparables dans une certaine mesure aux *Fly Belts*, si fréquemment décrits par les voyageurs et si caractéristiques des glossines des espaces découverts, comme *Gl. morsitans*. Mais le nombre des *palpalis* qui vous assaillent au sein du gîte est toujours beaucoup moindre, qu'à la traversée des fly belts. Il est probable que pour ceux-ci encore, ce sont les conditions de nutrition qui sont les déterminants essentiels du groupement des mouches.

La végétation ne nous paraît pas exercer vis-à-vis de la *palpalis* de rôle attractif bien particulier ; nous n'avons jamais observé que cette mouche semble rechercher certains arbres ou certains végétaux de préférence à d'autres, ainsi que plusieurs auteurs l'ont signalé (GOUZIEN 1908, THIROUX, WURTZ et TEPPAZ 1908) ; toutefois au sein des gîtes, les *palpalis* fréquentent plus volontiers certaines places déterminées, suivant leur sexe, leur âge, ou leur appétit. Dans le gîte situé au gué du sentier de M'Pila, derrière la mission catholique à Brazzaville, nous avons souvent constaté que les mouches qui se posaient sur le feuillage du bord du sentier, à la lisière des épais fourrés et à une certaine distance de l'eau, cherchaient seules à se précipiter sur les gens de passage. D'autres au contraire, et c'étaient surtout des mâles, se tenaient en permanence sur des troncs d'arbre humides légèrement ensoleillés qui étaient jetés en travers du ruisseau, et le plus près possible de la nappe liquide. Chose curieuse, ces mouches ne cherchaient nullement à piquer, s'ébattaient entre elles au soleil, mais revenaient avec persistance à la même place lorsqu'on les écartait.

A Duala, ZUPITZA a fait des observations analogues. Il a noté, que seules, les glossines qui fréquentaient la lisière des sentiers découverts, étaient avides de piquer ; elles s'élançaient sur leur proie à l'extérieur du gîte, d'autant plus voraces que le soleil était plus fort ; tandis qu'au voisinage immédiat de l'eau, elles se tenaient *au repos*, sans chercher à se nourrir, tantôt se chauffant au soleil sur des pierres ou des troncs d'arbre humides, tantôt se lutinant entre elles. Il y a donc une différence très sensible dans les allures et l'avidité nutritive des mouches, suivant les parties des gîtes où elles fréquentent, en particulier, suivant leur éloignement plus ou moins grand des nappes d'eau ; il y a des raisons de penser que d'après leurs conditions physiologiques les mouches rechercheront des conditions d'humidité différentes. Nous reviendrons plus loin sur cette intéressante question.

Différents types de gîtes. — Influence des saisons sur la dispersion de la Glossine.

Nous avons vu qu'en ce qui concerne la nature des organismes, capables de déterminer, par leur présence, le groupement des *Glossina palpalis* dans certains territoires définis de leur zone d'habitat, il fallait faire une place à part à l'homme, qui peut à lui seul, dans certains cas, subvenir à la nutrition de la mouche. Les gîtes où, dans ces conditions, la glossine tend à devenir un véritable parasite humain, dont l'existence est étroitement liée aux groupements indigènes et à leur mode de vie, peuvent être désignés

sous le nom de *gîtes au voisinage de l'homme* ou de *gîtes humains*. On les opposera par suite à ceux qui sont sous la dépendance des autres vertébrés, dont les plus importants et les plus fréquents seront les *gîtes au voisinage du gros gibier*.

Certains de ces gîtes se maintiennent toute l'année ; ainsi les gîtes de Brazzaville où l'abondance des mouches demeure à peu près la même pendant les mois de saison sèche que pendant la saison des pluies. La différence apparente qu'on pourra observer à certains jours dans la fréquence des glossines, tiendra seulement alors aux variations de la température. Par les temps frais, c'est-à-dire au-dessous de 25°, les mouches semblent plus rares, parce que, beaucoup moins actives, elles ne quittent pas leurs abris dans le feuillage et ne cherchent pas à piquer ; mais si la moyenne thermique dépasse légèrement 25° on les verra paraître en abondance quelle que soit l'époque de l'année. Il en est ainsi au bord des fleuves ou des rivières dont le débit ne varie pas d'une façon sensible et, d'une façon générale, au bord des cours d'eau *constants*, surtout dans les régions giboyeuses. Nous désignerons ces gîtes sous le terme de *gîtes permanents*.

Mais par contre, nous avons constaté qu'en saison sèche, lorsque le cours de l'eau s'arrête ou se ralentit simplement dans les petites rivières et les ruisseaux de débit inconstant, situés à quelque distance d'un cours d'eau important, les glossines disparaissent. Ce phénomène s'observe avec la plus grande netteté dans des régions très irriguées et peu giboyeuses comme le Bas-Congo, où une infinité de petits cours d'eau aux rives boisées serpentent entre les collines et forment dans toute l'étendue du pays un véritable réseau. Le changement déterminé dans le régime hydrographique général par la cessation des pluies, amène la disparition presque complète des glossines, dans une forte étendue du pays, en saison sèche. On ne les rencontre plus, et encore en quantité très faible, qu'au bord de quelques rivières plus importantes, dont le débit ne s'est pas considérablement modifié. Avec le retour des pluies les petits ruisseaux qui s'étaient plus ou moins complètement asséchés reprennent leur cours, et les glossines reparaissent à nouveau aux endroits favorables. La présence des glossines devient ici essentiellement transitoire, et nous désignerons les gîtes formés sous ces conditions instables de régime hydrographique, sous le nom de *gîtes temporaires*.

Ces variations saisonnières dans la fréquence des glossines, sont confirmées par différents observateurs. Avant nous, CHRISTY (ex. AUSTEN 1904) avait été frappé par la diminution des mouches à l'île de M'Bamou dans le Stanley Pool, au mois d'avril ; il avait cherché à expliquer le fait en formulant l'hypothèse que peut-être elles ne piquaient pas pendant une partie de l'année. FELDMANN (1908) dans le cercle de Schirati, au S.-E. du lac Victoria, signale que la *palpalis* ne se rencontre plus lorsque le cours des rivières s'interrompt ; sa réapparition coïncide avec celle de la saison des pluies. ZUPITZA (1908) au Cameroun, n'observe la glossine à Duala qu'au moment de la saison des pluies.

Dans un rapport tout récent, H. ENSOR (1908) au Bahr-el-Ghazal a mentionné le même fait. Au Sénégal, GOUZIE (1908) THIROUX, WURTZ et TEPPAZ (1908) relatent aussi une diminution des tsétsés en saison sèche.

L'explication de ce phénomène mérite d'être discutée.

H. Ensor en a fourni deux interprétations. Il pense, tout d'abord, que la diminution des mouches peut être due aux incendies de saison sèche. Un grand nombre de pupes, et même de mouches adultes, périraient dans les feux de brousse. C'est là une explication d'autant plus improbable, que les incendies ne peuvent guère s'étendre dans la zone boisée verdoyante où la mouche trouve asile. Une deuxième explication, qui n'est guère préférable à notre avis, serait que l'éclosion des pupes est interrompue en saison sèche par suite de l'abaissement de la température. Or nous verrons plus loin, que le froid ne paraît guère intervenir, dans les limites des abaissements thermiques de saison sèche, sur la rapidité d'éclosion des mouches. D'autre part, nous ferons observer que dans les gîtes que nous désignons sous le nom de *Gîtes permanents*, les mouches se maintiennent toute l'année en abondance. L'explication n'est donc pas valable. Quelles raisons biologiques peuvent être invoquées dès lors pour expliquer cette disparition temporaire des glossines ?

La température peut, à vrai dire, dans une certaine mesure être mise en cause. En saison sèche, à Brazzaville, l'abaissement thermique même diurne est assez sensible. Très souvent le soleil n'apparaît pas pendant un seul moment de toute la journée, et le maximum peut s'abaisser de 4° C. au-dessous de sa moyenne annuelle. Or, nous verrons qu'au dessous de 25° C., l'activité des mouches adultes est considérablement diminuée. En fait, même en pleine saison chaude (saison des pluies), lorsque la moyenne, par suite de l'absence du soleil, et souvent en raison du refroidissement consécutif aux tornades, atteint à peine 25° C., les mouches se montrent à peine ; on peut aller impunément au voisinage des gîtes sans être harcelé par elles. L'abaissement de la température produit, dans ce cas, une diminution *apparente* du nombre des glossines. Mais dans les gîtes permanents du bord des fleuves, même pendant la saison froide (sèche), à Brazzaville comme d'ailleurs dans la vallée du Niari, et dans les régions du Bas-Congo que nous avons pu explorer, nous avons toujours rencontré des glossines en grand nombre, les jours où le soleil apparaissait. La diminution n'était pas appréciable.

Cependant, il est plus facile de constater une disparition partielle des mouches en saison sèche, si l'on s'adresse à de petits cours d'eau constants de faible importance, dans des régions dépourvues de gros gibier, où les mouches, par suite, ne sont jamais très abondantes. Certains gîtes au voisinage de l'homme, que nous avons étudiés dans la région du Bas-Congo français, près de sources ou de ruisseaux qui ne tarissent jamais, nous ont permis de constater une disparition presque absolue, mais non complète cependant, des glossines, qui y sont beaucoup plus fréquentes à la saison des pluies. Ce sont encore des gîtes permanents, puisqu'on y trouve des mouches toute l'année, mais l'influence de la saison s'y fait sentir bien davantage qu'au bord des grandes rivières. Il faut ici admettre que c'est bien la température qui a exercé une action immédiate sur la fréquence relative de ces insectes, les conditions de nutrition ou d'humidité étant restées sensiblement les mêmes toute l'année. Un abaissement durable de la moyenne thermique, doit certainement produire une diminution sensible dans l'activité de reproduction de l'insecte ; le nombre des larves mises au jour dans un temps donné, sera moindre en saison froide que pendant la saison chaude, et par suite la fréquence des éclosions se trouvera notablement réduite.

Mais, si l'abaissement de la température permet ainsi de comprendre une certaine

diminution du nombre des glossines sur les rives des petits cours d'eau constants, il devient difficile de s'expliquer leur maintien en abondance à la même époque, au bord des fleuves et des grandes rivières ; et par contre leur disparition radicale, non-seulement des cours d'eau qui tarissent complètement en saison sèche, mais même de ceux dont le cours se ralentit simplement à cette époque, pour former des mares plus ou moins étendues. Dans le pays Bas-Congo, on peut rencontrer ainsi une infinité de ruisseaux dont le cours est interrompu en août et septembre, mais où l'eau se maintient en quantité suffisante pour servir largement aux besoins des villages qui s'établissent à proximité. Les conditions de nutrition n'ont pas varié pour les glossines, qui pourraient y rencontrer avec la même fréquence leurs hôtes humains. Cependant les mouches disparaissent. Dans ces conditions, il nous paraît nécessaire de faire appel, pour expliquer cette émigration singulière, aux changements survenus dans l'état hygrométrique de leur gîte par la diminution du courant. *Glossina palpalis*, apparaît ainsi, *comme excessivement sensible à des variations légères dans les conditions physiques de son milieu d'habitat*.

Pourquoi, d'autre part, la fréquence des mouches ne subit-elle pas d'atteintes sensibles dans les gîtes des grands cours d'eau, en saison sèche ? Il est possible qu'en raison du grand nombre initial des glossines, cette diminution ne soit pas, ici, directement appréciable. Mais il est plus probable, à notre avis, que le fait résulte d'une autre cause, complémentaire de la notion d'émigration précédente, à savoir le repeuplement en glossines, des gîtes *permanents*, par les mouches qui *s'écartent des gîtes temporaires*.

Migrations naturelles des Glossinés.

La notion des *gîtes temporaires*, implique en effet celle de la migration naturelle des glossines. Puisque les mouches réapparaissent périodiquement dans les parties ultimes d'un réseau hydrographique dont elles s'écartent pendant une partie de l'année, nous avons été amené à penser que les branches principales de ce réseau, les fleuves et les grandes rivières, sur le bord desquels subsistent toute l'année les *gîtes permanents*, parce que les conditions d'humidité n'y changent pas, devaient constituer de véritables *réservoirs de glossines*, capables de subvenir au repeuplement des gîtes temporaires à l'époque favorable. Il y aurait ainsi une véritable émigration des mouches, au moment des hautes eaux, dans la saison des pluies et des fortes chaleurs, qui se produirait, des gîtes permanents, dans la direction des cours d'eau secon-

daïres, de manière à déterminer l'extension des glossines dans toute l'étendue d'un territoire hydrographique déterminé. Au moment de la saison sèche le phénomène serait inverse, les glossines émigrant des parties reculées du réseau des petits cours d'eau temporaires dans la direction des grandes artères fluviales et des gîtes permanents, de manière à y compenser la diminution forcée des glossines, due à la saison. Cette manière de voir se trouve rigoureusement appuyée par quelques observations sur lesquelles nous attirerons l'attention d'une manière toute particulière.

Poussées de migration des glossines et des tabanides. — Au moment des premières pluies, à la fin de septembre et pendant tout le mois d'octobre et le début de novembre, nous avons observé que les glossines à Brazzaville, tendent à se répandre dans l'intérieur de la ville. On les capture assez souvent sur les indigènes et à l'intérieur des maisons européennes, même au cœur du « Plateau », loin des cours d'eau et des gîtes. Pendant tout le reste de la saison des pluies ces incursions deviennent excessivement rares, tout à fait exceptionnelles. En même temps la séparation des divers gîtes sur les rives du Congo est beaucoup moins nette. On rencontre les mouches un peu partout depuis la briqueterie jusqu'à la douane. Il semble qu'elles tendent à se répandre à l'extérieur des zones où elles se concentrent à l'état ordinaire; c'est une sorte de poussée d'émigration.

Ce phénomène s'observe d'ailleurs avec la plus grande netteté pour d'autres mouches piquantes du bord des rivières, telles que les tabanides. Alors qu'à Brazzaville pendant tout le reste de l'année on ne peut capturer que quelques exemplaires très rares de *Tabanus fasciatus* Fabr. et *T. gabonensis* Macq. dans le voisinage immédiat des bestiaux, on assiste au contraire à une véritable invasion de taons à l'époque de transition. Les *T. ruficrus* P. Beauv., *T. canus* Karsch, joints aux espèces précédentes et à quelques autres, deviennent excessivement abondants, pénétrant jusque dans l'intérieur des habitations à Brazzaville et parcourant tout le pays. Comme ces espèces se maintiennent toute l'année en grande abondance sur le bord du fleuve dans les régions giboyeuses d'amont, ainsi que nous avons pu le constater, alors qu'elles disparaissent à Brazzaville au delà du mois de novembre, il est manifeste qu'il s'agit d'une migration brusque, par poussée subite, de ces insectes, migration qui est déterminée par les changements survenus dans les conditions de régime hydrographique des cours d'eau par l'apparition des pluies. A ce moment en effet, les eaux sont hautes dans le Congo pour la région de Brazzaville. Les mouches piquantes des régions humides, glossines, et tabanides, tendent à se porter en masse vers l'intérieur du pays, pour aller infester les cours d'eau secondaires qu'elles ont momentanément désertés.

Preuves de déplacement spontané des glossines. — L'observation suivante démontre d'une manière décisive que les *Glossina palpalis* sont capables de se déplacer à toute époque de l'année, le long d'un cours d'eau, d'un gîte à l'autre, à des distances assez grandes et spontanément.

Dans le gîte des bords du Congo à Brazzaville (fig. 82), qui, comme on l'a vu, est limité par des déboisements en amont et en aval, à une étendue de deux cents mètres à peine, nous avons fait capturer des glossines pendant trois mois tous les jours. Or l'examen du contenu intestinal de ces mouches nous a révélé l'existence, dans la proportion de



Fig. 82. — Gîte dans la zone marécageuse à *galerie forestière* des bords du Congo à Brazzaville.

11,66 0/0, d'une infection naturelle très caractéristique à *Trypanosoma congolense* Brod. Les parasites, sur les particularités morphologiques desquels nous reviendrons

plus loin, et qui sont d'ailleurs suffisamment caractérisés pour donner à l'observation une valeur indiscutable, disparaissaient complètement des mouches après quelques jours d'élevage au laboratoire; ce fait démontre, au surplus, qu'il ne s'agit pas là d'un parasite propre, banal, des glossines, mais bien d'un trypanosome de mammifères en multiplication passagère ou en évolution, dans le tube digestif des mouches. Comme il n'existe pas de troupeaux domestiques dans le voisinage⁴, il faut nécessairement admettre que ces glossines ont été puiser leurs parasites dans le sang des animaux sauvages qui servent de réservoir de virus; or le gros gibier qui seul peut être envisagé dans la question (hippopotames ou buffles), n'existe qu'à dix ou quinze kilomètres au minimum de distance, vers l'amont, soit dans l'île de M'Bamou au milieu de fleuve, soit sur les collines du territoire batéké, plus loin encore. En aval, les troupeaux de gros mammifères sont très rares et beaucoup plus éloignés.

Les glossines arrivent donc incessamment de ces régions sur Brazzaville et les gîtes permanents « au voisinage de l'homme » qu'on y observe, peuvent être considérés comme constamment alimentés en mouches, par les gîtes *permanents* d'amont « au voisinage du gros gibier ».

Sur un lot de 7 glossines reconnues infectées, il se trouvait 6 mâles pour une seule femelle jeune. Aucune femelle en gestation n'a présenté de trypanosomes. Il s'ensuit donc que ce sont surtout les mâles et les jeunes femelles qui paraissent doués d'aptitudes migratrices. On verra d'ailleurs plus loin, que les femelles en parturition sont nettement sédentaires.

Les observations suivantes, que tous les voyageurs ont pu faire, indiquent aussi très nettement que la *palpalis* se déplace et peut faire son apparition, dans des endroits où elle n'existe pas habituellement parce que la nourriture y fait défaut, lorsque des hôtes capables de subvenir à ses besoins y parviennent.

Aux environs de Brazzaville, nous avons relevé les faits qui suivent, à plusieurs mois d'intervalle, pendant la saison des pluies :

Il existe au point de confluence de la rivière N'Djoué et du Congo, à la hauteur des premiers rapides, une vaste étendue boisée riveraine qui constitue une zone d'habitat typique pour la *Glossina palpalis*. Or, quand on arrive dans la zone ombragée en suivant les bords du fleuve aux eaux basses, il est exceptionnel, malgré la température déjà élevée, vers dix heures du matin, de rencontrer immédiatement des glossines. Le campement installé, les mouches deviennent nombreuses deux ou trois heures plus tard et l'on peut, en général, en capturer un assez grand nombre dans le courant de l'après-midi. Quelquefois cependant, et toujours à la même saison par le même temps chaud et ensoleillé, elles se montrent rares pendant toute la journée. Une seule fois nous en avons pu capturer un certain nombre, dès notre arrivée.

Alors que, dans les gîtes de Brazzaville, les mouches se rencontrent toujours d'une manière certaine aussitôt qu'on pénètre dans leur zone d'élection, ici, par conséquent, les conditions de leur apparition sont très variables. Il est rationnel de penser qu'il ne

⁴ Le troupeau du gouvernement qui ne comprend qu'un très petit nombre de têtes de bétail est isolé sur un versant complètement déboisé et hors de l'atteinte des glossines : il ne fréquente jamais les bords du fleuve.

s'agit pas là d'un gîte à proprement parler ; mais que les mouches y sont attirées de gîtes voisins, peut-être même d'une assez grande distance, par l'appât de la nourriture. Lorsqu'on pouvait constater leur présence, dès le début, c'est qu'alors elles s'étaient antérieurement introduites dans le gîte, pour la même raison, au moment de l'arrivée de quelque hôte de passage.

Distance de vol. — Cette notion du déplacement spontané des glossines, soit sous l'influence des conditions d'humidité environnantes, soit sous celle des conditions de nutrition, nous amène à dire quelques mots de la distance de vol de ces mouches.

Bien des observateurs ont abordé cette question. D'après BAGSHAWE (1909 ; 3), DENSHAM et V. SOMEREN en Ouganda, ont observé que la mouche ne dépassait pas une distance de 80 yards, dans son vol pour atteindre les bateaux qui passent à proximité des rives. DUTTON et TODD (1906) ont noté dans les mêmes conditions une distance de 300 à 500 yards ; mais, comme le fait observer Bagshawe, il n'est pas certain que les mouches n'aient pas abordé le bateau, à un moment où son éloignement des rives était moindre. ZUPITZA au Kameroun, note que la *palpalis* franchit aisément 300 mètres. H. ENSOR (1908) indique comme moyenne courante 10 à 20 yards. BAGSHAWE (Hodges, 1909, p. 21) a réalisé des expériences pour déterminer ces distances. Il marquait des glossines en leur tranchant une partie d'un membre, un tibia par exemple, puis les relâchait d'un point déterminé et cherchait ensuite à les retrouver, parmi les mouches qu'on capturait dans les gîtes, à des distances variables. Il a constaté ainsi, que des distances de plus d'un mille pouvaient être franchies par elles et que les femelles font preuve d'une plus grande résistance de vol que les mâles. Toutefois ces observations ne peuvent pas démontrer que le vol ait été effectué d'une seule traite.

A Brazzaville, nous avons observé que les mouches peuvent fréquemment faire des incursions dans les habitations distantes de 200 à 300 mètres du bord de l'eau. Mais nous sommes loin de penser que cette distance puisse représenter la limite réelle de l'étendue du vol d'une glossine. Nous avons pu fréquemment constater en effet, en remontant le cours du Congo en vapeur, que les mouches, même par des températures inférieures à 25° C., au petit jour, venaient harceler les passagers à plus d'un kilomètre des rives, alors que le bateau avait quitté la berge avant le lever du soleil et s'était maintenu constamment au milieu du fleuve. Dans ces conditions on doit même penser qu'une partie des glossines des gîtes de Brazzaville, peut fort bien provenir des rives opposées du fleuve, distantes de plusieurs kilomètres.

Transport artificiel. — A côté de ces déplacements spontanés il y a lieu de mentionner certains moyens de dispersion artificiels des mouches, qui ne sont pas négligeables.

KOCH, ZUPITZA, BAGSHAWE, et de nombreux observateurs, ont signalé le transport des glossines par les pirogues, les chalands ou les vapeurs circulant sur les fleuves. ZUPITZA a parfaitement défini les allures des glossines qui se laissent ainsi véhiculer : elles se tiennent sur le bordage le plus près possible de l'eau, se chauffant ou se luttinant au soleil, souvent sans chercher à piquer. Nous les avons également rencontrées sur les bûches de bois destinées à la chaufferie, mais alors elles semblent plus vorace, et harcèlent les hommes d'équipage jusqu'à ce que, gorgées de sang, elles s'enfuient d'un vol alourdi sur le bordage, et de là vers la rive. Il faut remarquer que lorsque les

mouches stationnent au voisinage de l'eau qui jaillit autour d'elles, elles ne cherchent pas à piquer et se bornent à s'ébattre entre elles au soleil. Elles semblent donc être dans les mêmes conditions physiologiques que lorsqu'on les observe au voisinage immédiat de l'eau courante, dans les gîtes. L'influence directe d'une humidité atmosphérique intense, paraît se traduire, dans les deux cas, par une diminution dans l'avidité nutritive des glossines.

BAGSHAWE (1909-3) cite encore comme moyens de dispersion artificiels de ces insectes les îlots flottants de papyrus et les gros animaux aquatiques tels que les crocodiles et les hippopotames. Nous n'avons pas pu contrôler ce fait. Mais, l'homme lui-même, constitue un véhicule constant dont il y a lieu de tenir compte. Les mouches se laissent transporter par les individus qu'elles piquent, à des distances considérables. Tous les indigènes bakongos nous ont signalé le fait que les glossines parviennent jusqu'à leurs cases, même lorsqu'elles sont éloignées de plus de 500 mètres du bord de l'eau, lorsque l'un des leurs rentre chez lui après avoir traversé un gîte à mouches. On peut observer facilement ce mode de transport avec les porteurs noirs, sur les pistes de caravanes, au passage des cours d'eau. Les mouches restent fixées au torse des hommes, ou les poursuivent de leurs piqûres, pendant des centaines de mètres. BAGSHAWE signale avoir constaté avec VAN SOMEREN, le transport des *G. palpalis* jusqu'à 900 yards du Nil dans ces conditions. HODGES (1909) a désigné sous le terme de « following range » les écarts que la *palpalis* est susceptible d'affecter vis-à-vis de sa zone d'habitat, lorsqu'elle se laisse ainsi entraîner à la poursuite de sa proie.

On voit que la notion de *gîte* telle que nous l'avons introduite, ne doit pas être prise en un sens absolu. Pour des raisons diverses il peut se produire des échanges continuels de glossines entre les gîtes. Mais les déplacements *spontanés* de ces mouches, sont les plus intéressants à mettre en évidence. Ils relèvent, d'après ce que nous avons dit, de deux causes essentielles : 1° des besoins nutritifs plus ou moins impérieux qui poussent les glossines à se porter à la recherche de leur proie ; 2° des variations saisonnières, qui tiennent sous leur dépendance les conditions hygrométriques qui leur sont nécessaires, dans leur zone d'habitat, en faisant varier le régime des petits cours d'eau.

Des déplacements de ce type méritent proprement le nom de *migrations*. Il est probable qu'ils se produisent de proche en proche, à la faveur des *galeries* boisées des cours d'eau. A cet égard, les régions de savanes telles que le Bas-Congo, les territoires de la Haute-Sangha et du Haut-Gribingui au Congo français, où les galeries forestières forment un réseau continu entre les collines, qui jalonne la trace des moindres ruisseaux, se présentent comme particulièrement propices à des migrations des glossines dans une grande étendue de territoire.

Nutrition

1. Particularités anatomiques

Après les travaux déjà nombreux et très complets qui ont été publiés sur la structure anatomique de la trompe et du tube digestif des glossines, par HANSEN (1903), SANDER (1905), MINCHIN (1905), STEPHENS et NEWSTEAD (1906), STUHLMANN (1907), il serait superflu de reprendre les faits dans le détail ; nous nous bornerons à quelques indications rapides afin de préciser les idées et d'établir, à ce sujet, un parallèle entre l'organisation des glossines et celle des *Stomoxes* et des *Hippoboscides*.

La trompe. — La trompe, horizontalement située chez l'adulte à la face inférieure de la tête, constitue chez la *palpalis* un tube capillaire excessivement fin, de 3 mm. 2 de long sur 0 mm. 09 de largeur moyenne, dont la base se renfle en un bulbe ovoïde rattaché à la face inférieure de la tête par une membrane chitineuse souple. Ce tube est formé par la réunion de trois pièces impaires (fig. 83, I), l'une inférieure en forme de gouttière, la lèvre inférieure (*Labium* ; *L. inf.*) ; l'autre supérieure, mince et transparente, qui s'applique sur la précédente comme un couvercle, fermant complètement en dessus le sillon formé par cette pièce, c'est le *labrum* ou lèvre supérieure (*Lab.*). La réunion de ces deux pièces délimite essentiellement le canal de la trompe dont le diamètre intérieur n'excède guère 0 mm. 075. A l'intérieur de ce tube capillaire, s'étend librement dans toute la longueur de l'organe, un nouveau tube chitineux, incolore, infiniment plus mince et plus ténu, l'*hypopharynx* (*Hyp.*), de 10 à 12 μ de diamètre, qui représente le prolongement à l'extérieur, du canal commun des glandes salivaires (*G. S.*). L'orifice buccal proprement dit, se trouve au point de soudure de ces trois pièces au niveau du bulbe (*B*). La figure 115 montre, en coupe transversale, les dispositions relatives de ces différentes parties.

A l'état frais, le canal de la trompe des glossines se trouve entièrement rempli par un liquide transparent et incolore. STUHLMANN considère cette sécrétion comme d'origine mixte, en partie salivaire, en partie intestinale : les liquides qui remplissent normalement l'œsophage, le proventricule et l'estomac, pourraient remonter vers la trompe, par capillarité ou par suite des contractions propres des parois intestinales et remplir l'or-

gane, en s'y mélangeant à la sécrétion propre des glandes salivaires. On sait que SCHAUDINN (1904) chez les Culicides, a montré que les diverticules œsophagiens comprimés au moment des piqûres, mêlaient en effet leur contenu au liquide des glandes salivaires, dans la trompe des moustiques.

Nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi normalement chez les glossines, et nous avons tout lieu de considérer le liquide de la trompe comme exclusivement formé par de la salive pure.

On verra dans la deuxième partie de ce travail, quelle est l'importance de ce fait au point de vue de la biologie des trypanosomes pathogènes, et comment aussi l'évolution de certains de ces parasites, comme *Tr. brucei*, peut servir de réactif sûr pour déterminer la nature exacte de cette sécrétion.

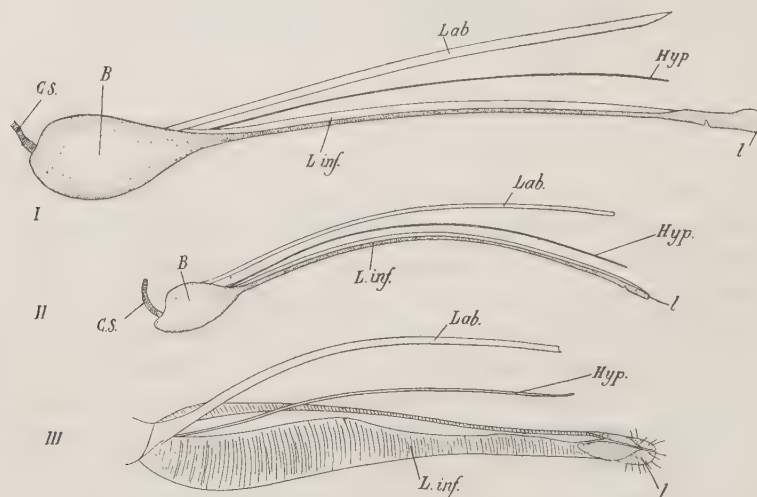


Fig. 83. — Morphologie comparée de la trompe chez les Glossines (I) les Mélophages (II) et les Stomoxes (III)

Les différentes pièces ont été dissociées. Lab. : Lèvre supérieure; L. inf. : Lèvre inférieure; Hyp. : Hypopharynx; B. : Bulbe de la trompe; G. S. : Conduit commun des glandes salivaires; L. : Labelles. I. *Gl. palpalis*. II. *Melophagus ovinus*. III. *Stomoxys calcitrans*; $\times 35$.

Ainsi constituée, la trompe des glossines se rapproche manifestement, dans les grandes lignes, de celle des autres *Stomoxys*. Cependant il existe, dans le détail, des différences importantes. Chez les *Stomoxys* par exemple (fig. 83, n° III), l'organe est beaucoup plus massif, la différenciation bulbaire moins brusquement accusée, et la rigidité des parois beaucoup moindre : de plus la coloration noire et l'opacité de la trompe des Stomoxes, la distinguent nettement de celle des glossines qui est absolument transparente par dessus. Au contraire, les analogies sont beaucoup plus marquées à notre avis avec la trompe des diptères *Pupipares* de la famille des *Hippoboscides*. Si l'on considère par exemple la trompe des *Mélophages* (fig. 83, n° II) dont MUGGENBERG (1892) a donné autrefois la constitution, on voit que l'organe est extrêmement voisin de celui des glossines. L'ensemble des trois pièces forme un tube mince et allongé, en partie transparent, qui s'épaissit assez brusquement à sa

base en un bulbe ovoïde (*B.*). A l'état frais on peut également reconnaître la présence d'un liquide intérieur incolore, baignant toutes les parties de la trompe. La principale différence tient ici à ce que chez ces diptères qui sont parasites, la trompe, au repos, se rétracte en partie dans une cavité de la région inférieure de la tête, pour offrir moins d'obstacles à la progression de l'animal. C'est là une disposition organique qui n'est nullement ébauchée chez les glossines, pas plus d'ailleurs que chez les Stomoxes, où la trompe dans les deux cas n'est que très faiblement mobile dans le sens horizontal. Les mouvements verticaux de l'organe sont d'autre part très accusés dans ces deux types; la trompe, pour la succion, prend une position franchement perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps, tandis que chez les Mélophages elle se projette plutôt obliquement, sa courbure propre qui est très accentuée la mettant d'elle-même en contact avec la peau. On verra comment ces analogies et ces différences dans la constitution de la trompe, chez les glossines, les Stomoxes et les Hippoboscides, se confirment par certaines particularités du mode de préhension du sang.

Tube digestif. — Le tube digestif présente chez les glossines, dans sa disposition générale, quelques particularités qu'il est intéressant surtout de faire ressortir par la comparaison avec celles des Stomoxydes et des Pupipares, dont le régime alimentaire est le même.

Chez les *Glossina*, on trouve, à la suite du pharynx et de son armure chitineuse (fulcrum) qui est dirigé verticalement à l'intérieur de la cavité céphalique (fig. 84, *Ph.*), un œsophage (*Oes.*) et un *proventricule* (*Pr.*) arrondi, où débouche comme chez tous les Muscides le conduit grêle du *jabot pédiculé* (*C. j.*). L'intestin moyen qui vient ensuite (*I. th.*, *I. M.*), présente à l'état frais une division apparente en deux parties, l'une antérieure ou stomacale, qui à l'état de réplétion renferme du sang rouge non digéré; l'autre postérieure, plus réduite, remplie lorsque la mouche n'est pas à jeun d'un liquide noir provenant de la digestion du sang. La longueur de cet intestin est très considérable, en raison des circonvolutions multiples qu'il décrit dans l'abdomen et dont MINCHIN (1906) a donné le diagramme. L'intestin postérieur, marqué par l'in-

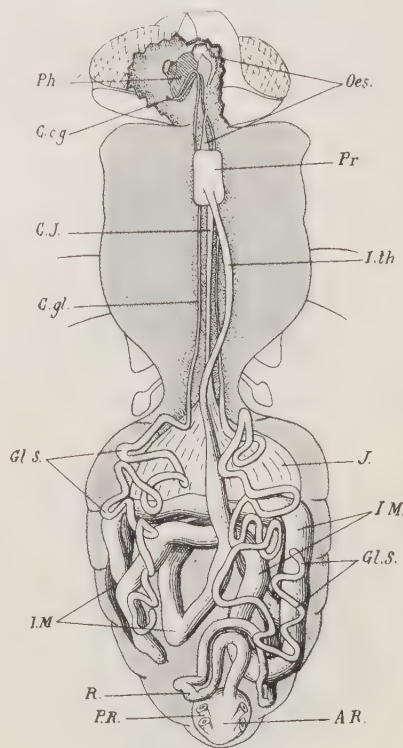


Fig. 84. — Organisation digestive de la *Gl. palpalis* (D'après MINCHIN, légèrement modifié).

Ph. : Pharynx ; OEs. : Œsophage ; Pr. : Proventricule ; J. : Jabot pédiculé ; C. J. : son canal d'union avec le proventricule ; Gl. s. : Glandes salivaires ; C. gl. : leur canal excréteur, qui se réunit avec celui du côté opposé en un canal commun C. cg. ; Ith. : Portion thoracique de l'intestin moyen ; I. M. : sa partie abdominale ; R. : Intestin postérieur (rectum) ; A. R. : Ampoule rectale ; P. R. : Papilles rectales ; $\times 10$.

section des tubes de Malpighi, est un tube beaucoup plus court (*R*) qui se termine à la manière ordinaire par une ampoule rectale (*A. R.*) laquelle présente dans l'épaisseur de sa paroi les quatre papilles musculaires bien connues des Muscides (*P. R.*).

Chez les Stomoxes, TULLOCH (1906) décrit une organisation très semblable, mais avec une réduction beaucoup plus grande des anses digestives (fig. 85). Le jabot (*J*) est volumineux et remplit la partie antérieure de l'abdomen. Mais chez les Pupipares, si l'on se reporte aux travaux anciens de L. DUFOUR (1825-1845) dont nous avons pu constater l'exactitude parfaite, on ne trouve plus aucune trace du jabot, pas plus chez le Mélophage que chez l'Hippobosque ou l'Ornithomyia. Quant à l'intestin moyen il est, par contre, pourvu de circonvolutions presque aussi nombreuses que chez les glos-

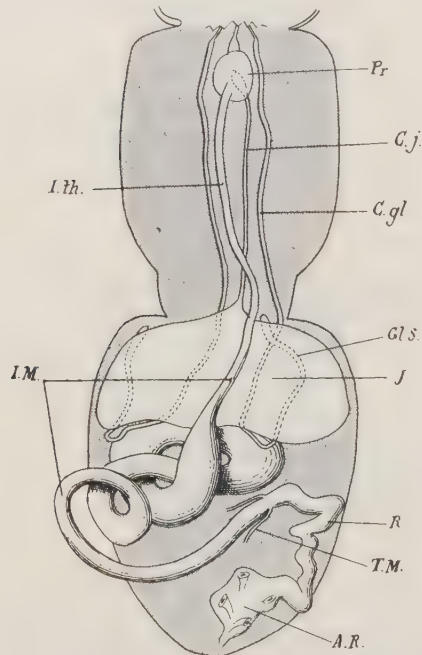


Fig. 85. — Appareil digestif de *Stomoxys* sp. (d'après TULLOCH)

T. M. : Tubes de Malpighi.

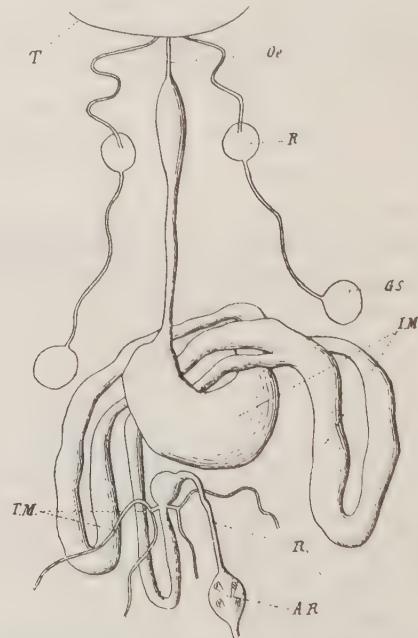


Fig. 86. — Appareil digestif du Mélophage.

Le réservoir des glandes salivaires R. est figuré d'après L. Dufour.

sines, et sa partie initiale peut se renfler en une sorte de panse (fig. 86 *I. M.*). La disparition totale du jabot pédiculé, organe qui est si constant chez les diptères Cyclo-rhaphes, est intéressante à signaler comme trait d'adaptation chez ces formes parasites, qui ne quittent pas le corps de leurs hôtes, ou ne s'en écartent qu'exceptionnellement. Cet organe, en effet, doit être conçu comme un réservoir supplémentaire du tube digestif, qui augmente la capacité de ce dernier et permet à l'insecte d'espacer davantage ses repas : on conçoit que son utilité ne soit plus que secondaire chez les parasites qui sont constamment à même de s'alimenter. Le tube digestif des glossines réunit à la fois les particularités essentielles des Stomoxes et celles des Pupipares : le jabot s'y est conservé comme chez les premiers ; et de plus les anses intestinales s'y multiplient,

de la même façon que chez les Pupipares, sinon davantage. On voit donc que l'organisation digestive dans le genre *Glossina* est de nature à permettre l'accumulation d'une masse de sang plus considérable que chez aucun des deux autres types.

La morphologie des glandes salivaires est également intéressante à considérer d'une façon comparative. Chez les glossines, les glandes s'étendent sous la forme d'une paire de longs tubes simples plus ou moins tortueux, jusqu'à la partie postérieure de l'abdomen (fig. 84, *Gl. s.*). Chez les Stomoxes, ces glandes offrent sensiblement la même disposition mais leur longueur est beaucoup moindre, et leur région postérieure ne dépasse guère les parties de l'abdomen où se développe le jabot (fig. 85, *Gl. s.*). Enfin chez les Pupipares les glandes sont également plus courtes et leur extrémité abdominale présente des caractères variables : chez les Mélophages on y trouve une sorte de réservoir sphérique et réfringent (fig. 86, *G. S.*) qui est situé à la base de l'abdomen, difficile à apercevoir en raison de ses faibles dimensions (1 mm. à peine) et du fait qu'il est noyé au sein du tissu adipeux. D'après L. DUFOUR, ce réservoir n'existerait pas chez l'Hippobosque, dont les glandes salivaires se termineraient en un tube simple à la façon des stomoxes et des glossines, mais sans atteindre la longueur qu'il présente chez ces dernières. Le trait le plus particulier de l'organisation des glandes salivaires des Pupipares, tiendrait d'après le même auteur, à l'existence d'un second réservoir sphérique, constant celui-là, situé sur le trajet du tube glandulaire, dans la région thoracique (fig. 86, *R.*). Cet organe fait absolument défaut chez les Stomoxydes que nous connaissons.

Les glossines se trouvent donc, en somme, spécialisées nettement par le grand développement de leurs glandes salivaires dans la région abdominale. L'importance qu'offrent ici ces glandes, témoigne du rôle joué par la sécrétion salivaire dans la nutrition de ces mouches. C'est grâce à l'extrême abondance de cette sécrétion que le canal de la trompe se trouve rempli d'une façon constante et continue dans toute son étendue, par ce liquide incolore que nous y avons signalé. Il n'est pas inutile d'insister sur ces détails, parce qu'ils renferment en eux, comme nous le démontrerons plus loin, le secret du rôle spécifique des glossines dans l'évolution des trypanosomes pathogènes.

11. Régime alimentaire. — Hôtes

Comme toutes les glossines, la *palpalis* s'alimente exclusivement du sang des Vertébrés. Il est remarquable que les sagaces entomologues qu'étaient ROBINEAU-DESVOIDY et MACQUART aient pu se méprendre de telle manière sur le régime alimentaire de ces mouches : la finesse excessive de leur trompe les avait amenés à penser qu'elles ne pouvaient se nourrir que du suc des fleurs (AUSTEN, 1903). Les glossines sont au con-

traire des diptères hématophages typiques, au même titre que les Pupipares parasites des Vertébrés. Alors que la majorité des autres diptères piqueurs (Tabanides, Culicides, Simuliides, etc.) peuvent s'accommoder à l'occasion des humeurs animales ou des sucs végétaux, les glossines ne recherchent que le sang. Bien plus, elles sont incapables de s'alimenter en dehors de la surface cutanée d'un hôte vivant. Lorsqu'on présente à des glossines à jeun des gouttes de sang non coagulé, dans un vase, ou des morceaux de viande fraîche, elles y plongent avidement leur trompe mais sans parvenir à se gorger. Comme STUHLMANN, l'a nettement exprimé à l'occasion des *Gl. fusca* et *tachinoïdes*, ces mouches ne peuvent absorber que le sang circulant des capillaires où leur trompe plonge directement. Il en est de même pour la *Glossina palpalis*. Ce détail est important au point de vue de l'étiologie des trypanosomiasés.

Les deux sexes se nourrissent de la même manière, ce qui les rapproche à la fois des Stomoxes et des Pupipares, dont les mâles, par une exception chez les diptères piqueurs, sont hématophages comme les femelles. Toutefois, certains Stomoxes mâles ne sont peut-être pas d'absolus suceurs de sang : nous avons capturé à Linzolo, près de Brazzaville, un mâle de *St. inornata* Grünb. qui suçait le nectar des fleurs de manguiers. De toutes manières le régime alimentaire des tsétsés est beaucoup plus franchement voisin de celui des Diptères Pupipares, que de celui de leurs alliés dans la Systématique, les Stomoxes. Ceux-ci peuvent humer le sang en dehors du corps de l'hôte ; aucun des Pupipares hématophages ne paraît pouvoir le faire. Sous ce rapport, par conséquent, les glossines se montrent aussi nettement adaptées à la vie parasitaire aux dépens des Vertébrés, quoique vivant le cycle ordinaire de leur existence en dehors d'eux, que les Hippobosques, les Mélophages, les Ornithomyia, etc., qui sont des ectoparasites.

Comme nous l'avons vu, c'est le facteur nutrition qui joue le principal rôle dans la localisation de la *Glossina palpalis* en certains territoires définis de sa zone d'habitat : la mouche stationne à proximité des hôtes qui la nourrissent, certaine de les retrouver à des intervalles fréquents lorsqu'ils se rendent à l'eau. On peut dire que, en principe, tous les vertébrés peuvent servir de proie aux glossines. MINCHIN, GRAY et TULLOCH (1906) ont nourri en captivité des *Glossina palpalis* avec des lézards, des caméléons et des oiseaux ; ZUPITZA (1908) leur a fait piquer des poissons du genre *Periophthalmus* ; nous avons pu les nourrir facilement au laboratoire de Brazzaville avec des crapauds (*Bufo regularis* Reuss) des grenouilles, de jeunes crocodiles, des caméléons, des poissons du groupe des Silures qui vivent dans les cours d'eau qui s'assèchent, des petits Lémuriens nocturnes (*Galago Demidoffi* Fisch.), etc. Elles piquent aussi, mais plus difficilement, les oiseaux.

Bien que toutes les proies vivantes, pourvu qu'il s'agisse de vertébrés, même de petite taille, leur conviennent, dans la nature il est facile de concevoir que leurs atteintes se limiteront aux êtres de grande taille et d'accès facile. En fait, dans les gîtes de Brazzaville, où, en dehors de l'homme, les mouches pouvaient surtout rencontrer des oiseaux, des reptiles de petite taille et des batraciens, il a été exceptionnel de discerner dans le contenu intestinal des glossines, des restes de globules sanguins elliptiques et nucléés pouvant être rapportés à ces vertébrés (voir p. 394).

Les gîtes « au voisinage de l'homme », qui offrent un intérêt tout à fait spécial au point de vue de la transmission de la trypanosomiasé humaine, ne sont cependant que

d'une importance secondaire au point de vue de la biologie générale de la mouche, au sens strict. Les glossines sont incontestablement beaucoup plus abondantes au voisinage du *gros gibier*. A proximité des sentiers frayés par les hippopotames, les buffles, les éléphants, les antilopes, les mouches pullulent, en dehors de toute trace d'agglomérations humaines ; pour cette raison ces mouches sont infiniment plus nombreuses, comme nous avons pu le constater bien des fois, le long des rives inhabitées du Congo, de l'Alima et du Niari, qu'à Brazzaville même. La présence fréquente dans l'intestin des mouches de cette localité, de trypanosomes du type de *Tr. congolense* (vel *dimorphon*), nous a même permis de conclure que les gîtes au voisinage de l'homme y étaient entretenus par les gîtes au voisinage du gros gibier, existant à une certaine distance aux alentours. C'est donc, en dernière analyse, à la présence du gros gibier que reste liée fondamentalement celle de la *Glossina palpalis*, comme sans doute aussi celle de toutes les autres glossines.

En dehors des gros mammifères, certains animaux occupent une place à part, parmi les hôtes de la *palpalis*. Ainsi les varans et les crocodiles.

MINCHIN, GRAY et TULLOCH (1906) ont signalé l'existence de sang de crocodiliens dans le tube digestif de glossines. KOCH (1907) dans l'Afrique orientale allemande, a rencontré chez 62 0/0 des mouches examinées, des globules sanguins et des hémogrégarines de crocodile, et tout récemment même il a insisté sur l'importance de ces animaux dans l'alimentation des glossines aux bords du lac Victoria. FELDMANN dans le cercle de Schirati (1908), a noté la présence du sang d'un varan chez un certain nombre de ces mouches. Il est hors de doute que ces animaux sont fréquemment la proie des glossines. A Brazzaville, nous avons vu plusieurs fois des individus isolés de *palpalis*, chercher à piquer de jeunes crocodiles de 0 m. 25 de long, qui étaient placés dans des cristallisoirs ouverts, derrière le laboratoire. A l'île de M'Bamou, sur cinq glossines capturées dans un endroit où des traces de crocodiles avaient été relevées sur le sable, deux ont présenté dans le tube digestif des globules elliptiques et nucléés de grande taille, que nous n'hésitons pas à rapporter à ces animaux. Toutefois, il ne faut pas exagérer le rôle de ces reptiles dans l'alimentation de la *palpalis*, car dans tout le territoire bakongo que nous avons visité, ces animaux sont excessivement rares, alors que les glossines sont répandues partout.

III. Heures des piqures et de l'apparition de la mouche

Glossina palpalis est exclusivement diurne. D'après nos observations la mouche commence à faire son apparition à 6 heures du matin, au petit jour, et ne disparaît définitivement que vers 6 heures 1/2 du soir, lorsque le soleil est déjà depuis plus d'un quart d'heure au-dessous de l'horizon, et que l'obscurité commence à s'accroître.

Ces observations ont été faites sur les rives du Congo en pirogues, en amont de Brazzaville.

Au Cameroun, d'après ZUPITZA, on ne constate pas la présence des glossines avant 7 heures du matin ; elles disparaissent toutes vingt minutes après le coucher du soleil. D'après ENSOR au Soudan anglo-égyptien, *G. palpalis* apparaît en abondance dans la matinée jusqu'à onze heures. Après 5 heures du soir, on peut voyager impunément sans être importuné par elle. BAGSHAWE (1909-3) donne comme heure d'apparition normale de la mouche de 7 heures à 7 h. 30, avec des variations suivant les localités. Au lac Albert, les mouches apparaissent plus tôt et disparaissent plus tard qu'au lac Georges qui est à une altitude plus élevée.

Exceptionnellement, par les nuits claires on peut encore rencontrer la *palpalis*. BOUFFARD (1908) mentionne avoir souffert des piqures de la mouche en voyageant au clair de lune sur le Bani et ses affluents. Nous n'avons pas été témoin du fait, mais en captivité, nous avons pu fréquemment gorger nos glossines, vers dix ou onze heures du soir.

La mouche pique dès qu'elle apparaît. Sa voracité augmente avec la température. Avant dix heures du matin à Brazzaville, on rencontre peu de glossines dans les gîtes, et leur avidité paraît faible. Elle diminue également vers 5 heures sauf à l'approche de tornades où elle augmente manifestement au contraire. Zupitza signale qu'aux heures les plus chaudes de la journée l'ardeur à piquer s'atténue légèrement : nous avons remarqué le même fait au Congo.

Influence des couleurs. — Tous les observateurs ont pu se rendre compte que la *palpalis* pique plus volontiers les nègres que les Européens. Elle semble préférer la peau noire à la peau blanche. Il est aussi, facile de constater que la couleur des vêtements exerce sur elle une certaine influence. Les personnes vêtues de costumes blancs ou de couleur claire échappent plus facilement à ses atteintes, que celles qui portent des vêtements sombres. Nous n'irons pas toutefois jusqu'à dire avec ENSOR (1908) que les costumes blancs confèrent le plus grand degré d'immunité contre les attaques de ces insectes.

En marche, nous avons souvent observé que la mouche se porte plus volontiers aux pieds et sur les jambes nues des indigènes, que sur leur torse ; elle passe d'une jambe à l'autre, par ces brusques crochets qui lui sont familiers et que connaissent tous ceux qui ont eu l'occasion de l'observer dans la nature. Il est difficile de donner la raison de cette préférence.

IV. Préhension du sang. — Digestion

Lorsqu'elles sont affamées, les glossines piquent immédiatement dès qu'elles sont en contact avec la peau de leur victime. Elles ne choisissent point la place, et font pénétrer d'abord leur trompe, en s'acharnant au même point avant d'en rechercher un

autre plus favorable. Ce sont des mouches d'une voracité extrême. Comme nous avons eu maintes fois l'occasion de le constater au cours de nos expériences de transmission, alors que les stomoxes, en captivité, refusent le plus souvent de piquer si on ne les met en appétit en leur offrant au préalable une goutte de sang frais prélevée à la pipette, les glossines n'hésitent jamais à se gorger lorsque leur digestion antérieure est achevée. Cette voracité rend leur manipulation dangereuse lorsqu'il s'agit de mouches infectées. Elles se ruent en foule sur les parois des cages dès qu'on y porte la main pour les déplacer, et piquent à travers les mailles du grillage métallique ou de la mousseline. Aussi ne convient-il de les manier qu'avec de réelles précautions.

Pour piquer, la mouche relève ses palpes maxillaires à angle aigu et rabattant sa fine trompe verticalement, l'enfonce à travers la peau de toute sa longueur jusqu'au bulbe (Pl. I, fig. 87). On peut se rendre compte de ce manège d'une façon très simple. Il suffit d'enfermer une glossine affamée, dans un tube de verre fermé par un bouchon : la mouche sentant l'odeur des doigts de l'opérateur sur le liège cherche immédiatement à y faire pénétrer sa trompe.

Si le sang abonde à l'endroit piqué, la glossine ne tarde pas à se gorger et à s'enfuir ; sinon, elle insiste, enfonce sa fine canule, explore avec elle en différents sens l'en-



Fig. 87. — Attitude de la mouche pendant la piqure.

droit piqué, la retirant à demi pour l'enfoncer à nouveau le plus profondément possible, à plusieurs reprises.

Durée de la succion. — La durée de la succion varie suivant l'abondance du sang dans l'endroit piqué et aussi suivant l'état physiologique des mouches. Souvent en moins d'une demi-minute, la mouche est gorgée à éclater et s'envole les ailes alourdies. D'autres fois le repas peut durer plus d'un quart d'heure. Les mouches affaiblies par le jeûne, par une parturition récente ou par d'autres causes, se gorgent le plus souvent avec peine. D'une façon générale d'ailleurs, celles qui sont maintenues en captivité même dans les meilleures conditions possibles, sont beaucoup plus lentes à se gorger que celles qu'on peut observer dans la nature ; c'est là entre autres, l'indice qu'elles sont plutôt dans un état physiologique anormal.

Douleur des piqûres. Réaction inflammatoire. — La réaction déterminée chez l'hôte par les piqûres, est très variable. Dans la grande majorité des cas, la douleur est à peu près nulle. La pénétration de l'aiguillon de la trompe à travers la peau, est insensible. La douleur ne survient plus ou moins vive, que dans les derniers moments de la succion, à l'instant où la mouche s'apprête à s'enfuir, et l'on est averti trop tard de la piqure du dangereux insecte. A l'endroit lésé n'apparaît le plus souvent qu'une légère

tache rouge qui ne tarde pas à disparaître. D'autres fois, mais beaucoup plus rarement, la trompe étant à peine enfoncée, même avant que la mouche n'ait commencé à absorber de sang, une douleur très vive se déclare, qui se poursuit tout le temps de la succion et peut s'accompagner d'un œdème local, plus accentué que celui qui est déterminé par les piqûres de moustiques. Dans un cas, nous avons même constaté chez l'Européen, l'existence d'un œdème généralisé de tout le bras droit, à la suite d'une seule piqûre sur la face dorsale de la main. MARTIN et LEBŒUF (1908) ont signalé l'existence de réactions inflammatoires diverses chez les malades trypanosomés, qui paraissent devoir être attribuées aux piqûres des glossines. Il est intéressant d'attirer l'attention sur ces faits qui prouvent combien est variable la propriété inflammatoire du liquide de la trompe et par suite la constitution de la sécrétion : c'est là une donnée très importante dont nous aurons lieu de tenir compte plus loin, au sujet de l'évolution des trypanosomes pathogènes.

Masse de sang absorbée. — Le sang absorbé s'accumule d'abord dans l'intestin moyen. Il ne remplit le jabot ainsi que l'a parfaitement constaté STUHLMANN, qu'à la fin du repas seulement. Cet organe n'est donc d'aucune utilité dans l'aspiration du sang; ce n'est pas un estomac suceur mais un réservoir supplémentaire du tube digestif. Il existe normalement dans le jabot une bulle d'air qu'on aperçoit facilement par transparence à travers la paroi abdominale, chez les glossines profondément gorgées. STUHLMANN a constaté qu'elle ne renfermait pas trace d'acide carbonique. Avec cet auteur, je pense qu'il s'agit d'une petite quantité d'air absorbée par la trompe quand l'insecte cherche à piquer et qui joue le rôle d'appareil hydrostatique, empêchant le contact intime et l'adhérence propre des parois de l'organe, lorsqu'il se trouve vide de sang.

Lorsque tout l'intestin antérieur et moyen sont remplis du sang absorbé, le volume de l'abdomen augmente dans des proportions singulières (fig. 87), et le poids total de l'insecte gorgé devient considérable. On peut en juger par les chiffres ci-après. Les glossines en expérience ont été pesées immédiatement avant et après les prises de sang.

Sexe	Poids à jeun	Poids gorgé	Poids du sang absorbé	Rapport à 100 du poids du sang au poids de l'insecte
♀	0 gr.028	0 gr.054	0 gr.026	92 0/0
♂	0 032	0 072	0 040	125 0/0
♂	0 030	0 074	0 044	146 0/0
♀	0 033	0 084	0 051	154 0/0
♀	0 026	0 079	0 053	203 0/0

Ces chiffres donnent approximativement une idée de la masse sanguine absorbée par l'insecte au cours d'un seul repas. *Glossina palpalis* peut ingérer *plus de deux fois son poids*, de sang frais. Chez *Gl. fusca*, Stuhlmann a fait des observations ana-

logues ; il a même noté dans un cas une absorption sanguine de 270 0/0 représentant plus de deux fois et demie le poids total de la mouche en expérience.

Digestion. — Le sang absorbé ne subsiste dans la trompe que pendant quelques minutes. Après un quart d'heure il est exceptionnel d'en rencontrer quelques traces. Dans l'intestin antérieur et la portion stomacale de l'intestin moyen les globules se maintiennent, pendant les premières heures qui suivent la préhension du liquide sanguin, sans altération prononcée. Leur contour reste régulier ; il ne se produit pas d'hémolyse comme WEINBERG (1908) en a constaté chez les larves d'œstres. Toutefois très rapidement, la masse entière du sang rouge s'épaissit et devient visqueuse. En même temps et souvent moins d'une heure après leur repas, les mouches expulsent par l'anus non plus des matières fécales de couleur grise, comme elles en abandonnent au cours même de la préhension du sang, quand leur tube digestif se trouve complètement rempli, mais un liquide absolument limpide et incolore. Il y a donc utilisation immédiate des parties non figurées du sang, sans doute absorption du plasma et rejet de la majeure partie de l'eau. Au bout de 24 heures, dans les conditions normales du laboratoire, on ne trouve plus qu'une faible quantité de sang dans l'intestin moyen. Les globules sont encore très reconnaissables, non hémolysés, mais la masse est absolument visqueuse ; l'intestin antérieur est vide. Exceptionnellement cependant, on peut retrouver des traces de globules dans le jabot, son canal évacuateur, le proventricule et les parties limitrophes. Il s'agit alors, d'un déversement tardif du contenu sanguin du jabot dans l'intestin antérieur, qui normalement se produit beaucoup plus tôt, au fur et à mesure que la partie initiale du tube digestif se vide de sang.

La région postérieure de l'intestin moyen se montre déjà, au bout de vingt-quatre heures, remplie par un liquide peu consistant d'une couleur brun verdâtre, qui paraît noir en certaine épaisseur. On n'y rencontre plus trace de globules sanguins, ou très peu, mais souvent des globules de graisse, surtout abondants chez les mouches qui sont soumises à une alimentation copieuse au laboratoire. Ce liquide est intéressant à mentionner, car il constitue, comme on le verra ultérieurement, le lieu d'élection où se multiplient les trypanosomes ingérés. Sa réaction au tournesol s'est montrée neutre ou légèrement alcaline.

Après quarante-huit heures, on ne trouve plus trace de sang rouge ni de globules non digérés dans l'intestin moyen. Seule subsiste encore une quantité plus ou moins considérable du liquide noir, dont la totalité ne tardera pas à être absorbée par l'insecte.

La marche générale des phénomènes digestifs varie d'ailleurs avec les conditions physiques extérieures et surtout la température. Ainsi lorsque les mouches sont soumises à une moyenne de 28° C., la digestion est à peu près complète au bout de vingt-quatre heures. On ne rencontre plus de sang rouge dans le tube digestif. Au contraire, à 35° C., même au bout de deux jours, tout l'intestin est encore rempli d'une masse de sang rouge, coagulé, friable. Il y a un arrêt presque total des phénomènes digestifs et la mouche ne tarde pas à mourir. On peut d'ailleurs se rendre compte directement, d'après l'avidité apparente de nutrition de la mouche manifestée par la fréquence de ses prises de sang, et d'après la durée de sa résistance au jeûne, des influences profondes exercées sur les phénomènes digestifs par des variations dans

les conditions du milieu. Cette étude offre un intérêt spécial, car elle montre l'un des aspects d'une adaptation étroite et exclusive de l'insecte à ses conditions normales d'habitat.

V. Influence de la température et de l'humidité atmosphérique sur la nutrition

Dans les conditions ordinaires, les glossines femelles à une température de 26° C. ne consentent à s'alimenter que tous les trois jours, si on les laisse se gorger à leur guise, à chacune de leurs prises de sang. Les mâles qui sont toujours plus actifs, cherchent souvent à piquer vingt-quatre heures après leur précédent repas, lorsqu'ils sont loin d'avoir encore épuisé toute leur nourriture antérieure ; aussi constituent-ils à ce point de vue spécial, de mauvais sujets d'expérience. Les femelles au contraire, beaucoup plus circonspectes dans leurs attaques, se refusent complètement à piquer avant d'avoir achevé leur digestion sanguine ; si la température ne s'élève pas au-dessus de 25-26° C. on n'a guère de chance de les voir effectuer leur nouveau repas avant le troisième jour. Mais si, pendant quelques heures, la température est portée à 28° C., elles se montrent alors beaucoup plus avides de nourriture même au bout de quarante-huit heures. Ainsi :

Action passagère de la température de 28° C. — Une glossine femelle est nourrie au laboratoire à une moyenne de 26° C., tous les trois jours, depuis un mois. Le 2 novembre, quarante-huit heures après son repas précédent, elle est portée sur un chien. Elle refuse de se nourrir. Placée à l'étuve à 28° C. pendant une heure, elle consent alors à piquer et se gorge abondamment. Le 4 novembre la mouche qui a été remplacée à 26° C. est à nouveau remise au contact du chien mais sans succès ; portée à l'étuve à 28° C. pendant une heure, elle pique alors avec la plus grande facilité.

Nous pourrions multiplier les observations semblables. Bien souvent, au cours des expériences de transmission, il a été fait usage du procédé de l'étuve à 28° C. pour accélérer l'activité nutritive des glossines qui refusaient de s'alimenter. Dans la nature on peut remarquer aisément les différences qui existent dans l'avidité nutritive des mouches, pour une variation thermique aussi légère que celle dont il s'agit. A Brazzaville, lorsqu'on se rendait au voisinage des gîtes, par des temps sombres, quand la température de l'air n'excédait pas 25° C., on ne rencontrait que très difficilement les mouches. Lorsque le soleil paraissait, au bout de peu de temps, la température se

relevait légèrement au voisinage de 28° C. et les mouches faisaient leur apparition en abondance pour chercher à piquer.

Action d'une température de 28° C. continue. — Lorsque les glossines sont soumises d'une façon continue à cette température de 28° C., leur activité de nutrition se maintient légèrement accélérée, mais sans dépasser notablement la moyenne de l'expérience précédente, où la même température n'a agi que pendant un temps très court, comme excitatrice passagère. Ainsi :

Une glossine, nourrie au laboratoire depuis un mois, tous les trois jours, à 25°-27° C. est portée à une moyenne de 28° C. pendant huit jours. Dans cet intervalle elle consent à s'alimenter cinq fois.

On voit ainsi que l'accélération apportée aux phénomènes de nutrition a été loin de s'accroître dans les proportions mêmes de la durée de l'action thermique ; ce détail nous amène à pressentir la limite prochaine de l'influence favorable. En effet, soumises à une moyenne de 30° à 35° C. à l'humidité du laboratoire, les glossines *meurent* au bout de trois ou quatre jours, sans avoir consommé leur réserve nutritive sanguine. Le fonctionnement normal des organes digestifs est entravé à cette température d'une manière absolue.

Optimum thermique de la nutrition. — L'optimum thermique pour l'activité nutritive de la *palpalis* peut être, d'après ces données, porté à 28° C. La mouche peut tolérer parfaitement, d'après nos expériences, une alternance diurne et nocturne de 30° et de 26° C. Dans ce cas la moyenne journalière n'excédant pas 28° C., la nutrition est accélérée et la vie des glossines paraît s'accomplir dans des conditions de température parfaites. Mais si la moyenne journalière est portée à 30° C. d'une façon continue, la glossine ne tarde pas à périr.

L'optimum de 28° C. représente donc la moyenne *limite*, au-dessus de laquelle la température cesse d'exercer une influence accélératrice favorable : aussi les ombrages épais de la zone forestière où l'insecte abrite exclusivement son existence, lui sont-ils indispensables. On peut donc dire que la *Glossina palpalis* est liée physiologiquement d'une façon nécessaire, aux conditions thermiques normalement réalisées dans sa zone d'habitat.

L'humidité atmosphérique, augmentée ou diminuée légèrement, ne nous a pas paru exercer une influence sensible sur la fréquence des prises de sang ; en tout cas son action s'est montrée beaucoup moins nette que celle de la température. Elle se manifeste par contre d'une façon infiniment plus certaine et très remarquable, si l'on envisage la *résistance au jeûne* des glossines soumises en expérience aux différentes températures.

Influence de la température et de l'humidité de l'air sur la résistance au jeûne. — Une série d'expériences ont été réalisées à Brazzaville, dans le but de montrer l'importance des facteurs thermiques et hygrométriques dans la vie de la *Glossina palpalis* adulte. Les mouches étaient isolées dans des tubes de verre, obturés par un tampon de mousseline. Un morceau de papier à filtre était disposé dans toute la longueur du tube, de façon à préserver l'insecte du contact de ses excréments liquides. Chaque expérience portait sur un lot de quatre mouches, deux de sexe mâle, deux de sexe femelle.

Gorgés de sang au même moment d'une façon complète, les insectes étaient pesés immédiatement après leur repas, puis mis en expérience. Leur poids était repris toutes les vingt-quatre ou quarante-huit heures et l'expérience se poursuivait jusqu'à la mort de toutes les mouches de chaque lot. Pour les expériences en air sec le dispositif employé était le suivant : dans le fond d'un tube de gros calibre (2 cm. de diamètre) d'une longueur de 10 centimètres, était placé un petit tube mince renfermant une pastille de potasse. Un tampon de mousseline assez épais préservait la mouche enfermée dans le grand tube, de tout contact avec le produit desséchant. L'air du laboratoire pénétrait librement par les mailles d'une bande de gaze à moustiquaire, disposée à l'orifice comme dans les autres tubes.

Dans toutes nos expériences, il a été fait usage de glossines déjà nourries au laboratoire pendant plusieurs jours, car les mouches fraîchement capturées dans la nature résistent souvent mal, au début, à la captivité. Les résultats obtenus sont exprimés dans les tableaux suivants qui indiquent le nombre de jours écoulés depuis le début de l'expérience jusqu'à la mort des insectes ¹.

I. — TEMPÉRATURE = 25-27° C

Air humide normal du laboratoire (70 0/0 environ H ₂ O)									
Premier lot (28 janvier)					Deuxième lot (8 février)				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4
Sexe	♂	♀	♂	♀	Sexe	♂	♂	♀	♀
Durée de survie en jours.	3 1/2	3 1/2	3 1/2	4	Durée de survie en jours.	6	3	4	4

Air desséché par la potasse									
Premier lot (29 janvier)					Deuxième lot (8 février)				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4
Sexe	♂	♀	♀	♂	Sexe	♀	♂	♀	♂
Durée de survie en jours.	1	1	1	1	Durée de survie en jours.	1	2	1 1/2	1

1. Les indications fournies par l'examen des poids, sont peu instructives ; nous croyons inutile de les reproduire ici.

Air saturé (Chambre humide)									
Premier lot (5 février)					Deuxième lot (8 février)				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4
Sexe	♂	♀	♀	♂	Sexe	♂	♀	♂	♀
Durée de survie en jours.	8	8	9	10	Durée de survie en jours.	6	8	disparue	13

II. — TEMPÉRATURE = 30° C. CONSTANTE

Premier lot. Humidité normale du Laboratoire					Deuxième lot. Air saturé				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 5
Sexe	♂	♀	♀	♂	Sexe	♂	♀	♂	♀
Durée de survie en jours.	2	2 1/2	2	2	Durée de survie en jours.	5	7	7	5

III. -- TEMPÉRATURE = 33° C. CONSTANTE

Premier lot. Humidité normale du laboratoire					Deuxième lot. Air desséché par la potasse				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	Glossines	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4
Sexe	♂	♀	♂	♀	Sexe	♂	♀	♀	♂
Durée de survie en jours.	1	1	1	2	Durée de survie en heures.	18	12	12	12

Troisième Lot. Air saturé				
Glossines	N° 1	N° 2	N° 2	N° 5
Sexe	♂	♀	♂	♀
Durée de survie en jours.	5	6	3	1

Comme le montrent ces tableaux de survie, l'influence d'un degré élevé d'humidité de l'air se traduit par un *accroissement considérable de la résistance à l'inanition* chez les mouches soumises au jeûne. La nature du sexe ne paraît d'ailleurs pas en jeu. En air *saturé de vapeur d'eau*, la résistance des glossines au jeûne peut être :

A T. = 33° C., 6 fois plus forte qu'en air de degré hygrométrique moyen,
12 fois plus forte qu'en air sec ;

A T. = 26° C., de 7 à 9 fois plus longue que dans l'air normal,
13 fois plus longue que dans l'air sec.

Les mouches qui ont subi l'action de l'air sec, même au bout de douze heures ont l'abdomen déprimé, et cherchent avidement à se nourrir. Pratiquement donc on peut dire que, *la sécheresse de l'air active les échanges nutritifs et affame rapidement les glossines.*

On comprend par ces expériences brutales et grossières, le rôle énorme joué dans l'existence de la *palpalis*, par la vaporisation foliaire de l'épaisse végétation où elle s'abrite, et le voisinage des nappes d'eau. Cette mouche a besoin pour vivre normalement, d'une humidité atmosphérique intense, et sa sensibilité à cet égard paraît très grande puisque, comme nous l'avons vu, elle peut disparaître, simplement lorsque le courant s'interrompt dans les ruisseaux qu'elle fréquente. On peut donc dire aussi, que la localisation étroite de cette glossine au bord des eaux à l'état adulte, *est déterminée physiologiquement d'une façon nécessaire par les conditions d'humidité atmosphérique qui sont réalisées dans sa zone normale d'habitat.*

De toutes les glossines, c'est la *palpalis* qui paraît, d'ailleurs, présenter le besoin d'humidité le plus élevé. *Glossina fusca*, qui vit à peu près dans les mêmes parages, mais plus loin de l'eau, et en région moins couverte, manifeste à cet égard une sensibilité beaucoup moindre. Pour cette espèce en effet, la durée de résistance au jeûne, telle qu'on peut la déduire des recherches de SRUHLMANN, paraît être, au moins, de 5 jours en air sec, à 23-25° C. ; aucune prolongation de la survie n'est mise en évidence par cet auteur sous l'influence de l'air humide saturé. Ce sont là des différences physiologiques frappantes entre deux espèces de tsétsés dont l'habitat est assez voisin. On doit penser que ces différences s'accuseront bien davantage pour les glossines des savanes découvertes, qui vivent dans des régions où la sécheresse de l'air peut être intense.

Reproduction

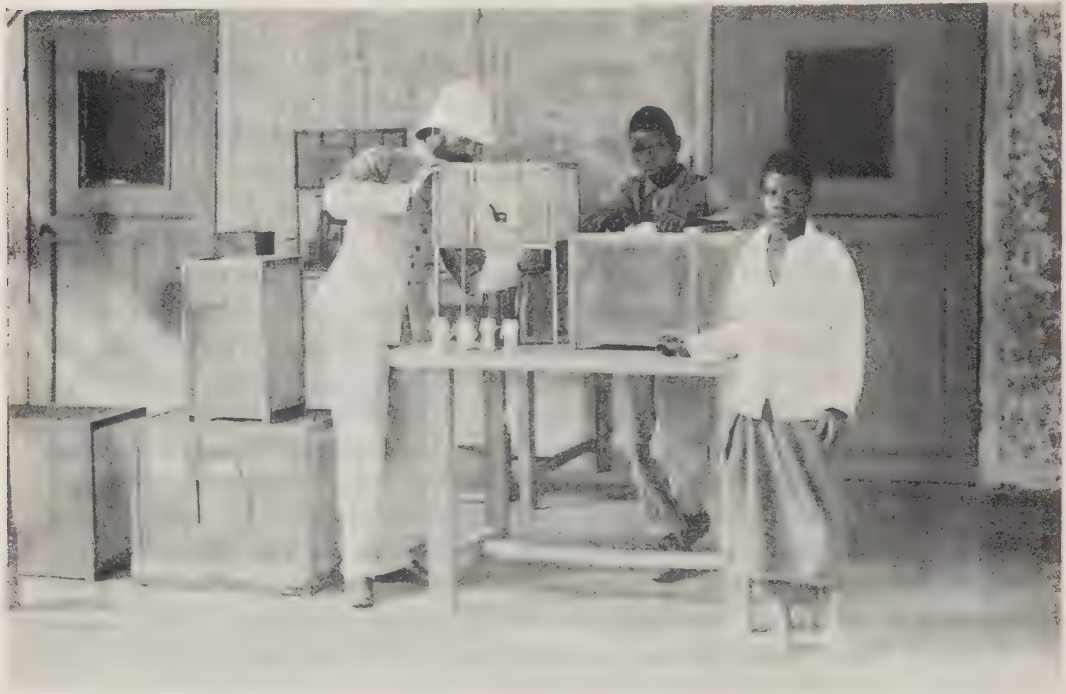
1. Méthodes d'études

L'observation des mouches dans la nature ne donne que des renseignements incomplets et fragmentaires sur les processus divers de leur reproduction. En outre, il est très difficile d'étudier dans les gîtes les manifestations sexuelles, la fécondation, le mécanisme de la ponte, les lieux où sont abrités les nymphes. Quelques auteurs, en particulier ZUPITZA au Cameroun, ont cependant réussi à obtenir par une patiente observation des glossines dans leurs lieux de ponte, quelques renseignements qui contrôlent et confirment, d'une manière heureuse, les recherches faites au laboratoire d'une façon plus suivie par l'élevage des glossines. Pour ces élevages nous nous sommes tout d'abord servi de cages en toile métallique à montants de bois, de différents modèles (fig. 88). Les plus petites, étaient rectangulaires, de 0 m. 40 de longueur sur 0 m. 20 de largeur et de hauteur. Sur l'un des petits côtés de la cage, ou sur les deux, était disposée une sorte d'auge de bois, où l'on plaçait l'animal (rat ou cobaye) destiné à la nourriture des insectes. Le plancher était constitué par un tablier mobile de zinc qui pouvait recevoir de la terre humide, de l'humus, des plantes vertes, pour former un sol ou une végétation artificielle.

Des cages de ce type, de dimensions diverses, ont été utilisées, en faisant varier surtout la hauteur propre des différents modèles. Enfin, pour se rapprocher davantage encore des conditions naturelles, on a fait édifier derrière le laboratoire de la mission, directement au sein de la grande végétation boisée qui constituait avant déboisement partiel un gîte à glossines, une sorte de grande volière en toile métallique sur montants de bois, de 1 m. 70 de hauteur sur 2 mètres de long et 1 mètre de largeur (fig. 89). Une porte à tambour verrouillée, permettait d'entrer dans la cage ou d'y introduire un animal, sans avoir à redouter que les mouches ne s'échappent. Le fond de cette volière était en maçonnerie, parfaitement cimenté et en plan légèrement incliné de chaque côté vers une rigole qui traversait la cage dans sa largeur, juste au milieu. Cette gouttière qui s'élargissait au centre de la cage en une petite cuvette, per-

mettait d'établir grâce à une adduction d'eau, un courant d'eau continu avec une sorte de bassin où flottaient des plantes aquatiques. L'inclinaison du plancher avait pour but de réaliser un degré d'humidité variable dans la masse de terre et d'humus déposée à sa surface.

L'élevage des glossines dans des cages de grandes dimensions, quelles qu'elles soient, se heurte à une difficulté fondamentale, qui l'entrave nécessairement avant peu : les mouches, surtout pendant les premiers jours de leur captivité, cherchent à s'échapper et ne tardent pas à user leurs ailes aux parois grillagées qui les retiennent prisonnières ; les moignons qui leur restent sont dès lors insuffisants, pour leur permettre



(Photographie de la Mission, Cliché de la *Dépêche coloniale illustrée*).

Fig. 88. — Elevage des Glossines en cages et en tubes.

de voler jusqu'à l'animal qu'on leur présente : il en résulte nécessairement la mort fatale par inanition de l'élevage, si de plus bien souvent les fourmis ne viennent pas saisir les prisonnières incapables de s'enfuir, et les entraîner en les déchirant.

Après bien des tentatives, toutes demeurées stériles pour cette principale cause, nous nous sommes résolu à faire usage d'une méthode beaucoup plus simple, la même qui de son côté a donné à STUHLMANN des résultats favorables, pour l'étude de la reproduction chez *Glossina fusca*. Elle consiste à élever les mouches dans des tubes de verre de gros diamètre, fermés par un tampon de mousseline maintenu par un élastique. Les *conserves* employées en histologie, sont commodes pour cet usage. Il faut avoir soin de placer dans le fond du récipient un tampon de papier à filtres destiné à

absorber l'humidité produite par les excreta des mouches, qui sans cela, surtout si elles sont réunies à plusieurs dans le même local, ne tardent pas à mouiller leurs ailes



Fig. 89. — Cage à tsétsés.

et à périr. Les glossines élevées dans ces conditions usent aussi rapidement leurs ailes, mais si l'on prend soin de leur permettre de se nourrir en moyenne tous les deux ou

trois jours, en renversant le tube sur la peau d'un chien ou d'un singe, les mouches, assurées de leur subsistance, parviennent à vivre et à se reproduire parfaitement. Elles ne paraissent aucunement gênées pour l'accomplissement de leur ponte par la privation des ailes.

Par ce procédé, nous avons pu ainsi maintenir en vie plusieurs femelles pendant plus de trois mois, et la mort survenue pour elles après des pontes multiples, sensiblement à la même époque, paraît bien avoir été vraiment une mort naturelle, ce qui permet d'apprécier la durée moyenne de leur vie.

En combinant les deux méthodes d'élevage, en cages et en tubes de verre, on arrive à suivre assez rigoureusement les particularités biologiques saillantes de la mouche.

II. Le sexe

Caractères morphologiques. — Le sexe des glossines se reconnaît extérieurement par la présence chez le mâle d'un *hypopygium* assez saillant recouvrant le pénis, qui forme à l'extrémité de l'abdomen, ventralement, un léger callus arrondi, absent chez la femelle. L'écartement des yeux sur la ligne médiane est égal dans les deux sexes, si bien que, la largeur de l'espace interoculaire, qui est un caractère si fréquemment utilisé chez les diptères et en particulier chez les Stomoxydes pour la différenciation sexuelle extérieure, est ici sans valeur. Le 8^o tergite qui constitue l'*hypopygium* est une plaque à bords arrondis, complètement rabattue au repos à la face ventrale du 7^o tergite abdominal, qui lui-même se trouve comme à l'ordinaire, très modifié, beaucoup plus étroit que les segments précédents. Cette plaque est incisée en sa ligne médiane par une dépression linéaire qui la partage en deux lobes, l'un droit, l'autre gauche. Cette dépression commence à l'*anus* qui s'ouvre en petit orifice ovalaire au centre du tergite.

La structure de l'armure copulatrice mâle et de ses annexes, en extension, ne diffère pas sensiblement chez notre glossine de celle décrite par STUHLMANN pour *Glossina fusca*. Comme chez cette espèce le bord postérieur de l'*hypopygium* est armé d'un fort crochet articulé avec le bord du tergite et se repliant sur lui. Le pénis est précédé par une paire d'appendices bifides. Chez la femelle l'orifice vulvaire se trouve au-dessous et en avant de l'anus, disposition inverse de celle qui a été figurée par STUHLMANN, et qui n'offre rien de particulier.

a) Les mâles. — Fréquence relative et caractères

D'une façon générale, les mâles sont plus abondants que les femelles, ou tout au moins il en paraît être ainsi. A Brazzaville, par exemple, sur 196 mouches capturées au gîte dit du « Débarcadère du gouvernement », nous trouvons 141 des premiers pour 55 seulement des secondes, soit 2,5 mâles pour 1 femelle. C'est là une moyenne tout à fait générale, mais qui varierait sans doute avec les points précis d'observation dans un même gîte. Sans avoir relevé directement d'une façon rigoureuse le pourcentage des deux sexes au gîte dit « de la Glacière », nous avons pourtant noté la très grande rareté des femelles en ce point. Cela tient sans doute à ce que les glossines ne s'y trouvaient point en place ; elles étaient attirées d'un gîte voisin et, comme on l'a vu, ce sont surtout les mâles qui vont ainsi se déplaçant. Par les temps frais, avant que le soleil ne paraisse, la proportion relative des mâles augmente également. Ainsi le pourcentage de capture, au moment de la période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies en octobre, s'est élevé pour les mâles à 83 0/0, dans ce même gîte du Débarcadère, par les temps froids.

ZUPITZA note à Duala que sur 135 mouches capturées au hasard, il se trouve 90 mâles pour 45 femelles (soit 2 ♂ pour 1 ♀). Dans certains endroits qu'il désigne sous le terme de « lieux de repos » il capture au contraire sur 58 mouches, 51 mâles pour 7 femelles (soit 7,3 ♂ pour 1 ♀). Dans les sentiers découverts, en dehors de ces points de repos, les chiffres des deux sexes s'égalisent. Il en conclut qu'il se produit une *séparation des sexes* dans la nature après l'accouplement, et que les mâles, plus oisifs, se portent davantage vers les lieux qui leur plaisent, alors que les femelles vaquent à la recherche des endroits favorables pour déposer leurs pupes. Nous reviendrons plus loin sur cette idée. STUHLMANN pour *Gl. fusca* a constaté également la fréquence plus grande des mâles. Ainsi à *Amani*, sur 1.200 mouches capturées au même gîte en huit jours, il n'observe que 90 femelles. Se basant sur les observations de CUGNOT sur les larves des mouches ordinaires, d'après lesquelles les nombres des mâles et des femelles s'équivalent sensiblement dans un lot de 1.200 larves mises à l'élevage, il pense que, dans la nature, les glossines des deux sexes doivent être en même nombre, mais que les femelles, surtout en gestation, sont plus circonspectes et moins mobiles et se laissent moins aisément capturer : ainsi s'expliquerait leur rareté apparente. BAGSHAWE (1909-3) pour la *palpalis* arrive à la même conclusion.

Cette explication nous paraît en partie fondée. L'activité des mâles de la *palpalis* est certainement plus grande que celle des femelles même avant leur entrée en gestation. Cette différence dans le métabolisme des deux sexes se manifeste très nettement à l'élevage par une différence appréciable dans les besoins nutritifs. *Les mâles de la palpalis sont plus voraces que les femelles*. Tandis qu'à la température de 25-28° les femelles ne cherchent à se gorger en moyenne que tous les trois jours, les mâles piquent beaucoup plus volontiers toutes les 48 heures, voire même tous les jours. Et il

n'est même pas rare d'en trouver qui s'étant repus à fond dans la matinée, cherchent encore à s'alimenter dans l'après-midi lorsque l'occasion leur en est offerte. Une telle avidité chez les mâles, est importante à considérer pour la question de la transmission des trypanosomiasés, d'autant que les recherches nous ont montré que ce sont eux surtout, qui possèdent la propriété de fixer les trypanosomes dans leur trompe. En fait, dans les expériences de transmission, l'usage des glossines mâles est préférable à celui des femelles, qui ne piquent que lorsqu'elles sont manifestement à jeun et à des intervalles plus espacés.

Il nous semble que la seule raison d'appétits nutritifs plus impérieux, permet de comprendre cette plus grande fréquence des mâles; elle doit aussi les pousser forcément à des déplacements de plus grande amplitude pour satisfaire ces besoins. Or les faits démontrent comme on l'a vu, qu'effectivement, *les mâles de la Gl. palpalis voyagent davantage que les femelles.*

Si l'avidité nutritive est grande, l'ardeur reproductrice ne l'est pas moins, chez le mâle de la *palpalis*. En captivité l'accouplement s'observe très aisément, mais il ne se produit que lorsque les mâles ont satisfait leur besoin de s'alimenter. Très souvent on les voit s'élancer sur les femelles aussitôt après s'être abondamment gorgés; fréquemment ils s'unissent à celles qui sont encore en train de piquer et dont l'abdomen est distendu par le sang. Les pinces de l'hypopygium saisissent solidement l'extrémité de l'abdomen de la femelle, tandis que les deux conjoints font entendre un bourdonnement aigu et agitent leurs ailes. Parfois il arrive que les deux insectes, alourdis par la masse de sang qu'ils ont absorbée, roulent à terre en essayant de s'envoler, mais le mâle ne lâche pas prise, et poursuit l'accouplement en restant couché sur le dos, cramponné énergiquement à la femelle qui agite ses pattes en l'air.

La durée de l'acte copulateur est assez longue, de plusieurs heures, parfois d'une demi-journée. Il est probable que le mâle peut y satisfaire plusieurs fois, car il ne meurt pas à sa suite. Sa vie d'ailleurs, tout en étant plus brève que celle de la femelle, a été notée dans le cours de nos élevages comme atteignant facilement plus de trois semaines.

b) Les femelles. — Différences biologiques

Au contraire des mâles, les femelles sont comme on l'a vu relativement modérées dans l'exercice de leur appétit sanguinaire. Elles ne cherchent à piquer que lorsque l'inanition les y contraint; mais elles se gorgent alors avidement. Comme STUHLMANN pour *Gl. fusca*, nous avons été frappé de la rareté très grande des femelles capturées en état de gestation avancée, dans la nature. Sur des centaines de mouches prises à Brazzaville directement au sein des gîtes, nous n'en avons trouvé que trois qui présentaient l'abdomen distendu par une larve à croissance avancée, à moins de deux jours de la ponte. Cela tient à ce que les femelles en gestation sont *sédentaires* et peu

actives, comme le prouve d'ailleurs l'élevage en captivité. Seules, les jeunes femelles paraissent voyageuses et migratrices ainsi qu'on l'a déjà signalé plus haut, et peuvent comme les mâles, se répandre de places en places, jusqu'à ce que le moment de la ponte les oblige à se cantonner dans les gîtes. Ces faits expliquent assez la moindre fréquence apparente des femelles, lorsqu'on capture les mouches dans la nature. Il est manifeste que cherchant moins facilement à piquer et à voler à la rencontre de leur proie, elles doivent se rencontrer beaucoup moins fréquemment.

III. Appareil génital. — Organisation

Avant d'entreprendre l'étude du mode de reproduction de la glossine il convient de dire quelques mots de la structure et du mode d'organisation de l'appareil génital.

Appareil mâle. — L'appareil mâle a été bien décrit par MINCHIN puis par STUHLMANN. Il est constitué par deux tubes testiculaires enroulés sur eux-mêmes (fig. 90, 1, T.) et pigmentés en brun clair, dont les deux canaux déférents (V.d) se réunissent en un canal éjaculateur impair (C. ej.) qui aboutit au pénis. La partie initiale de chaque tube testiculaire se présente sous l'aspect d'un filament grêle et fragile. Au point de réunion des canaux déférents, débouche une paire de tubes non pigmentés (G. A.), plus ou moins entortillés et élargis en leur partie moyenne, auxquels MINCHIN a donné le nom de vésicules séminales. STUHLMANN n'y ayant point rencontré de spermatozoïdes et leur reconnaissant une structure glandulaire, les considère plutôt comme des glandes annexes et nous nous rangeons pleinement à cette manière de voir. Le canal éjaculateur contourne le rectum (R.) par la gauche et revient en avant de lui pour déboucher au pénis.

Si l'on compare cette disposition de l'appareil mâle à celle qui est réalisée chez les Stomoxes et chez les Hippoboscides, on voit que les ressemblances sont ici très nettement du côté de ces derniers.

Chez *Stomoxys calcitrans*, par exemple (fig. 90, 3), nous trouvons un testicule compact et sphérique et les glandes annexes ne sont pas différenciées extérieurement. Le canal éjaculateur impair est simplement de calibre assez gros et peut fonctionner sans doute comme vésicule séminale. La disposition est à peu près la même chez une autre espèce de Stomoxe étudiée par TULLOCH (1906). Cette forme condensée et globuleuse du testicule est, en somme, conforme au type courant des Muscides. Chez les Diptères Pupipares, tout au moins dans la famille des Hippoboscides, la seule anatomiquement connue du groupe, on trouve au contraire un testicule en tube,

d'aspect très différent. Dès 1845, L. DUFOUR a fait remarquer les caractères très particuliers de cet organe, chez les Hippobosques, les Mélophages et les Ornithomyia. Chez le Mélophage du mouton, par exemple (fig. 90, 2), le testicule, se présente sous la forme d'un tube grêle pelotonné un grand nombre de fois sur lui-même, l'ensemble constituant une masse plus ou moins ovoïde, mais très distincte de la capsule testiculaire simple des Muscides. Ce tube testiculaire déroulé, atteint plusieurs fois la longueur du corps. Deux paires de *glandes annexes* (G. A.) également tubuleuses mais non pelotonnées, débouchent dans le canal éjaculateur (C. ej.) au nombre d'une paire de chaque côté. Cette disposition du testicule n'est en somme que l'exagération de celle qu'on constate chez les glossines. A ce point de vue donc, ces mouches s'écartent franchement des Stomoxes, pour se rapprocher étroitement des Pupipares de la tribu Hippoboscides.

Enfin si l'on considère les rapports du canal éjaculateur avec le rectum, on voit se confirmer cette notion. Chez les Mélophages comme chez les glossines (fig. 90, 1 et 2) le canal éjaculateur passe à gauche du rectum, le contourne en arrière et revient en

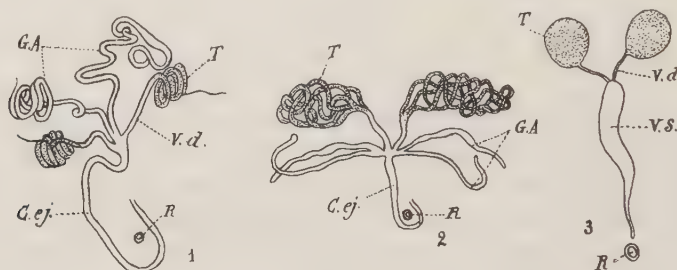


Fig. 90. — Morphologie comparée de l'appareil génital mâle.

1, *G. palpalis* ; 2, *Melophagus ovinus* ; 3, *Stomoxys calcitrans*. T., testicule ; G. A., glandes annexes ; C. ej., canal éjaculateur ; V. d., canal déférent ; V. S., vésicule séminale ; R., rectum. $\times 12$.

avant pour aboutir au pénis, décrivant ainsi une boucle autour du tube rectal. Chez les Stomoxes on ne trouve rien de semblable : le canal éjaculateur aboutit au pénis soit directement, soit en formant une anse légère sur le côté droit du rectum, sans offrir aucun rapport particulier avec lui (fig. 90, 3).

Appareil femelle. — L'appareil femelle affecte, lui, une organisation spéciale en raison de son adaptation à la *pupiparité*, c'est-à-dire à la nutrition et au développement des jeunes qui s'effectuent en entier à l'état larvaire dans l'utérus même du parent, ainsi que cela se passe chez les Diptères du groupe des Pupipares.

L'appareil se compose (fig. 91) de parties paires, les glandes germinatives ou ovaires, et les organes annexes (réceptacles séminaux ou spermathèques et glandes nourricières qui sécrètent le liquide dont s'alimente la larve) ; de parties impaires, l'oviducte, l'utérus et le vagin, avec le canal commun des glandes nourricières.

Ovaires. — Les ovaires sont très réduits et d'une constitution extrêmement simple. Ils comprennent une seule gaine ovarique, un seul tube ovarien de chaque côté, constitué lui-même par une succession d'un très petit nombre de chambres ovulaires, 4 à 5 au maximum ; (fig. 91, 1 à 8). Les parois de l'ovaire offrent la constitution histologique

que PRATT (1899) a signalée chez le Mélophage : une couche musculaire externe, une couche fibreuse interne adhérant étroitement à la précédente. Les chambres ovulaires sont constituées proprement par un follicule épithélial qui entoure l'ovule et les cellules vitellogènes et qui adhère très étroitement à cette couche interne de la gaine ovarique. Comme à l'ordinaire, chez les Diptères, chaque renflement de la gaine ovarique correspond à un œuf avec ses cellules vitellogènes (*O'*) ; il n'y a aucune séparation anatomique entre les régions de la gaine qui renferment les éléments nutritifs, et celles où sont contenus les éléments ovulaires. Dans chaque chambre ovulaire les cellules vitellogènes sont localisées au pôle antérieur. Elles coiffent le jeune ovule qui dans sa croissance les comprime progressivement : au point de vue histologique elles se reconnaissent d'emblée à leur gros noyau pourvu d'un réseau chromatique très fin et d'un nucléole fortement acidophile ; à leur cytoplasme qui se colore énergiquement par les colorants basophiles.

La disposition offerte chez la *palpalis* est la même que chez la *fusca* et la *tachinoïdes*, étudiées par STUHLMANN. Dans chaque ovaire, l'œuf le plus ancien, en s'accroissant d'une façon considérable, tend à occuper toute l'étendue de la gaine. Il refoule alors latéralement les autres follicules qui paraissent ainsi prendre naissance sur les côtés de la première chambre. Comme on le verra bientôt, le fonctionnement des ovaires est alternatif : lorsqu'un œuf est parvenu à maturation c'est son homologue du côté opposé qui lui succède et l'âge relatif des différents ovules se reconnaît aisément sur l'organe lui-même, ainsi que leur succession au cours des pontes, d'après la grosseur propre des différentes chambres ovulaires (fig. 94, 1 à 8).

Chacune des gaines ovariques débouche par un très court canal (*Od*) dans un oviducte impair (*Od.c.*) qui se jette en se dilatant légèrement, dans l'utérus, en sa région proximale.

Utérus et Vagin. — L'utérus (*Ut.*) est un vaste sac extensible qui occupe la partie ventrale de l'abdomen et dont les dimensions varient nécessairement suivant qu'on l'examine chez des femelles encore vierges ou chez les femelles en gestation. Dans ce dernier cas, lorsque la larve a atteint sa croissance complète, l'organe remplit la presque totalité de la région ventrale de l'abdomen.

Il est maintenu en place par un riche réseau trachéen surtout développé à la face ventrale et sur les côtés, et par différents muscles dont la disposition et les rapports ont été mis en évidence par MINCHIN. Certains d'entre eux s'insèrent à la face ventrale, et les autres latéralement ou dorsalement. A la face ventrale, on trouve une paire de *rétracteurs* (*m. r.*), une paire de *protracteurs ventraux* (*m. p. v.*) qui présentent leur insertion fixe au niveau de l'articulation du 3^e et du 4^e segments. Il convient d'y ajouter enfin un muscle impair large et épais qui s'insère sur la ligne médiane ventrale de la paroi abdominale et vers la partie moyenne et médiane de l'utérus. Dorsalement on trouve une paire de *protracteurs dorsaux* (*m. p. d.*) qui s'insèrent vers la partie moyenne latéro-dorsale de l'utérus d'une part et de l'autre au niveau des plaques chitineuses du 8^e segment abdominal.

Les parois de l'utérus se montrent formées histologiquement par une tunique externe de muscles, les uns longitudinaux, les autres circulaires ou obliques, et par une couche interne hypodermique garnie d'un mince revêtement chitineux. A la partie proxi-

male de l'organe débouche dorsalement l'oviducte qui offre la même constitution histologique. En arrière de ce point et dorsalement, la paroi utérine émet une forte saillie conique (Pl. III, fig. 2) qui porte à son sommet les orifices des spermathèques et des glandes annexes. A ce niveau la couche chitineuse est fortement épaissie, comme également la couche musculaire, tout au moins à la base de l'organe.

Le vagin se différencie de l'utérus par un rétrécissement brusque de la largeur de l'organe ; très court, il donne insertion latéralement à des muscles *dilatateurs* (*m. d.*), au nombre de deux paires d'après MINCHIN. Nous n'avons pu réussir à discerner nettement ces deux paires de muscles. La structure est la même que celle de l'utérus, avec un développement plus grand de la couche chitineuse interne. L'orifice vulvaire s'ouvre largement en avant de l'anus.

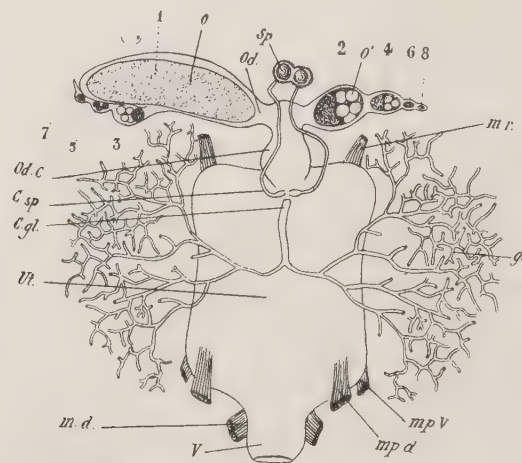


Fig. 91. — *G. palpalis*. Appareil génital femelle (Vue dorsale).

O, œuf le plus ancien ; O', cellules vitellogènes du follicule 2 ; Od., oviducte ; Od. C., oviducte impair ; Sp, spermathèques ; C. Sp., leur conduit propre ; Gl., glandes utérines ; C. gl., leur canal excréteur commun ; Ut., utérus ; V., Vagin ; M. r., muscles rétracteurs de l'utérus ; M. p. d., M. p. v., muscles protracteurs dorsaux et ventraux de l'utérus ; M. d., muscles dilatateurs du Vagin.

Les chiffres 1, 2, 3... 8 représentent l'âge relatif et l'ordre de succession des différents ovules, dans le fonctionnement de l'appareil.

Spermathèques. — Les réceptacles séminaux ou spermathèques, affectent la forme de deux petites sphères accolées et d'une couleur jaune d'or. Cette teinte est due à la couche chitineuse épaisse qui en garnit intérieurement toute la paroi, formant une sorte de coque, ornée à la face interne de légères saillies arrondies. Cette couche chitineuse interne est recouverte par un revêtement cellulaire externe formé par une assise de cellules fortement vacuolisées. La structure de ces organes chez la *palpalis* est donc la même que celle que STHULMANN a décrite chez la *tachinoïdes* ; et elle semble différer par suite chez ces deux espèces de celle qui est réalisé chez *Gl. fusca*, où deux assises de cellules non vacuolaires interviennent dans la formation de la couche cellulaire, et où la coque chitineuse est absolument lisse du côté interne, sans aucun ornement, ni aucune saillie arrondie.

Les deux spermathèques unies sous un revêtement cellulaire commun, présentent chacune un mince canal évacuateur propre, qui débouche dorsalement dans l'utérus, à l'extrémité de la papille dorsale que nous avons signalée (pl. III, fig. 2). Ces deux canaux offrent un revêtement interne chitineux spiralé, qui a l'apparence d'un conduit trachéen mais dont les spires sont espacées et peu nombreuses; la couche cellulaire qui le recouvre est mince et sans vacuoles, et des muscles longitudinaux s'ajoutant à cette paroi, forment une tunique externe très puissante qui recouvre le tout. Les deux canaux débouchent au même point dans l'utérus. A ce niveau, des muscles circulaires s'ajoutent au revêtement longitudinal, formant un véritable sphincter; le revêtement chitineux est très développé mais les ornements spiralés disparaissent.

Après la fécondation toute la cavité des spermathèques, ainsi que la lumière du canal évacuateur se montre bourrée de spermatozoïdes. On retrouve également ces éléments dans l'utérus, au niveau du point de débouché des canaux des spermathèques (pl. III fig. 2) à l'endroit précisément où se trouve située la bouche de la larve chez les femelles en gestation. On peut penser que les paquets de spermatozoïdes qui ne sont pas utilisés pour la fécondation des œufs, sont absorbés par la larve ainsi que BERLESE (1899) l'a constaté chez le Mélophage, en même temps que la sécrétion spéciale des glandes accessoires ou *glandes nourricières* (glandes à lait des Allemands), qui débouchent également en ce point.

Glandes nourricières, morphologie. — Ces glandes nourricières qui sont très caractéristiques de l'organisation génitale des Diptères Pupipares, se présentent chez les glossines sous la forme de glandes tubuleuses ramifiées, situées de part et d'autre de l'utérus dans sa région dorsale (fig. 91, *gl.*) et dont le canal excréteur impair *C. gl.* s'ouvre dans cet organe un peu en arrière du conduit propre des spermathèques. Les dimensions et la richesse des ramifications de ces glandes varient considérablement suivant l'âge et l'état reproducteur des mouches. Chez les jeunes femelles qui ne sont point encore entrées en gestation, le diamètre des branches principales est près de deux fois plus considérable que chez les femelles gravides; en même temps, les ramifications sont beaucoup moins nombreuses et chacune des glandes se limite à une mince touffe blanchâtre de part et d'autre de l'utérus.

Chez les femelles gravides dont l'utérus contient une larve à un état de développement avancé, on peut voir au contraire que les glandes nourricières ont pris un accroissement excessif. Dorsalement, chacune d'elle présente quatre branches principales qui se détachent latéralement d'un tronc commun longitudinal suivant toute la longueur de l'utérus distendu par la larve (fig. 92). Ces branches latérales, dont on peut suivre l'individualité dans la région dorsale, se partagent sur les côtés et à la face ventrale en une infinité de ramifications qui, en s'intriquant les unes avec les autres, forment dans tout l'abdomen un réseau très riche de petits tubes glandulaires, terminés en cæcums. Ils pénètrent intimement au sein du tissu adipeux, accompagnés dans leur parcours par de fins conduits trachéens. Il n'y a, d'ailleurs, aucune continuité ni aucun rapport direct entre les terminaisons nourricières et le cytoplasme des cellules adipeuses ou leurs produits de sécrétion: les parois cellulaires sont simplement en contact plus ou moins intime.

Au point de vue histologique, ces glandes se montrent formées par un épithélium

simple qui offre des caractères variables, suivant les régions où on le considère. Une membrane propre (*tunica propria*) existe à la périphérie. Dans la partie proximale de l'organe, un peu avant le point de réunion des deux troncs principaux en un canal excréteur commun, les cellules sécrétrices sont fortement vacuolisées du côté interne et présentent une apparence cubique (pl. III, fig. 1 *c* et *d*), la lumière du conduit excréteur qu'elles circonscrivent est relativement large et de section circulaire; elle est bordée par une mince couche interne incolore, de nature sans doute chitineuse qui envoie vers l'intérieur quelques prolongements rigides en forme d'épines. Les noyaux des cellules sécrétrices sont petits, sphériques, pourvus d'un volumineux nucléole acidophile central, qui occupe la plus grande partie du noyau dont le réseau chroma-

tique est indistinct. Les sections faites au contraire dans les ramifications jeunes (pl. III, fig. 1 *a*, *b*) montrent que la lumière centrale est réduite au profit des cellules sécrétantes qui sont beaucoup plus hautes; leur cytoplasme n'est que peu vacuolisé; il peut présenter simplement un espace plus clair du côté interne; le noyau volumineux présente un réseau chromatique net et le nucléole occupe une position le plus souvent excentrique: on ne constate, de plus, aucune trace de revêtement chitineux autour du canal excréteur.

Les coupes faites dans le conduit commun des glandes nourricières (pl. III, fig. 1, *e*), montrent que ce conduit impair est en réalité formé par la réunion sous une enveloppe musculaire commune des deux tubes excréteurs qui correspondent à chacune des glandes. A ce niveau, l'épithélium glandulaire se trouve remplacé par une assise de petites cellules hypodermiques comprimées, à petit noyau; mais la couche chitineuse interne est beaucoup

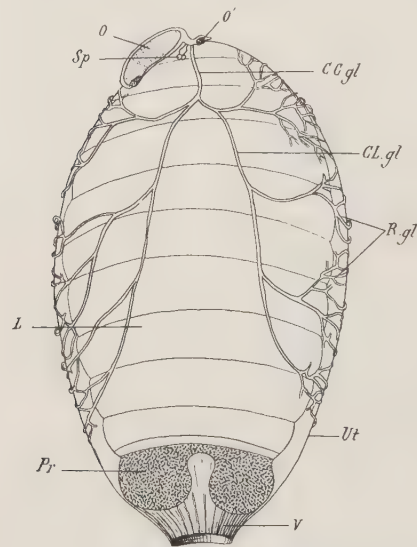


Fig. 92. — Utérus gravide renfermant une larve avancée. Vue dorsale $\times 40$.

O, O', ovaire; Sp., spermathèque; Ut., utérus; R. gl., ramification des glandes utérines; CL. gl., tronc latéral principal de ces glandes; C. C. gl., conduit excréteur commun; L., corps de la larve; Pr., ses protubérances caudales; V. vagin.

plus développée et présente comme celle des conduits des spermathèques, des épaissements en spires lâches comparables à ceux des trachées. Une tunique externe de muscles longitudinaux masque l'individualité de chacun de ces tubes. Le conduit des glandes débouche au sommet d'une papille conique qui représente une sorte de *tétine* (pl. III, fig. 2, *c. gl.*) car elle se trouve directement à portée de la bouche de la larve.

Le cytoplasme des cellules des glandes nourricières, comme MINCHIN et STUHL-MANN l'ont indiqué, est remarquable par son affinité toute spéciale vis-à-vis des colorants. Il se colore en général avec une intensité telle qu'il est difficile d'en suivre les détails cytologiques. A l'état vivant, lorsque la limitante externe est

déchirée, les glandes fixent très rapidement le rouge neutre, le bleu de méthylène, etc.

Caractères du lait nourricier. — Le produit de sécrétion est un liquide, qui, vu en grande quantité dans l'estomac de la larve, offre une teinte d'un blanc de lait; il montre au microscope une infinité de granules incolores en suspension. Une faible partie seulement de ces corpuscules, noircit par l'acide osmique, et se colore électivement en rouge par le soudan III alcoolique ¹. Il s'agit donc de corpuscules graisseux; la plus grande partie de la masse granuleuse reste indifférente à ces réactifs et paraît surtout de nature albuminoïde.

Ce produit de sécrétion, qui est comparable au lait des mammifères par sa couleur et aussi un peu par sa constitution, est destiné à nourrir la larve durant tout le cours de sa vie intra-utérine : nous verrons bientôt qu'une partie seulement de ce liquide alimentaire est utilisée d'une façon immédiate : le reste est accumulé simplement dans le sac stomacal de la larve, et ne servira qu'au cours de la nymphose.

Disposition comparée de l'appareil femelle chez les Pupipares

Il ne peut plus être ici question de rapports directs avec les Stomoxes qui sont ovipares ; mais si l'on compare la disposition et la structure de ces différentes parties de l'appareil génital femelle, à celles qui ont été décrites chez les Diptères Pupipares, par L. DUFOUR (1845), LEUCKART (1858), PRATT (1899), on voit qu'il existe une identité très remarquable, à ce point de vue, entre les deux types de diptères.

L'ovaire chez les Pupipares est également formé par un très petit nombre de gaines ovariques. Chez les Mélophages la structure est un peu plus compliquée que chez les glossines, puisque PRATT y décrit deux paires d'ovarioles, une dans l'ovaire droit, une dans l'ovaire gauche, qui fonctionnent alternativement (fig. 93, G_1 , G_2 , 1 à 8). Mais chez les Hippobosques et les Ornithomyes, d'après L. DUFOUR il n'en existerait qu'une seule paire.

L'utérus et le vagin offrent la même organisation et la même structure. La principale différence réside ici dans les parties annexes : glandes nourricières et réceptacles séminaux.

Chez les Pupipares on n'observe pas de spermathèques comparables à ceux que nous avons décrits chez les glossines. L. DUFOUR avait attribué cette signification à une paire de glandes courtes et tubuleuses, tantôt simples comme chez le Mélophage, tantôt légèrement ramifiées comme chez l'Hippobosque, qui s'ouvrent dans l'utérus à la place normale où débouche le conduit des réceptacles séminaux chez la glossine, en avant des glandes nourricières (fig. 94, *sp.*). PRATT y voit au contraire une paire supplémentaire de glandes nourricières, qu'il nomme la *paire antérieure*, et qui serait en voie de régression : le rôle de réceptacle séminal serait alors rempli par la partie

(1) Réactif préconisé par SEMICHON (1906) pour l'étude du corps adipeux des Hyménoptères.

impair de l'oviducte. La différence, dans ce cas, avec la disposition qui se trouve réa-
lisée chez les glossines, se montrerait assez grande, puisque l'on aurait affaire ici à une
double paire de glandes nourricières et que les réceptacles séminaux ne seraient pas
différenciés : ce serait même là, un type d'organisation très aberrant chez les Diptères.

Mais récemment HOLMGREN (1904), reprenant dans une vue d'ensemble, l'étude des
différents modes suivant lesquels anatomiquement se présentent les conditions de la
viviparité chez les insectes, arrive à une conclusion différente. Pour lui, la paire
antérieure réduite de glandes nourricières, des Pupipares, représente en réalité comme
l'avait supposé le premier L. DUFOUR, une paire de réceptacles séminaux qui ont
perdu leur fonction d'organes collecteurs des liquides émis par le mâle, pour s'adapter
à un rôle nouveau, la sécrétion d'un liquide nutritif et servir d'auxiliaires aux glandes
nourricières. Il base cette nouvelle manière de voir, sur la disposition qu'il a rencontrée
chez l'*Ornithomyia* : ici en effet, les glandes antérieures sont au nombre de *trois*, qui
affectent la forme de sacs courts ou de petits cæcums, et sont encore fonctionnels puis-
qu'on y trouve des spermatozoïdes. C'est donc bien là le début des modifications subies

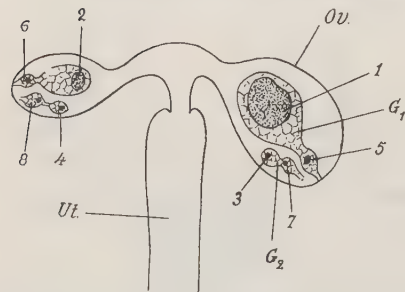


Fig. 93. — Structure de l'ovaire du mélophage, d'après Pratt.

Ov., ovaire ; G₁, G₂, gaines ovariennes ; Ut.,
utérus. Les chiffres 1 à 8 indiquent l'âge
relatif et la succession des différents ovi-
cles, dans le fonctionnement de l'organe.

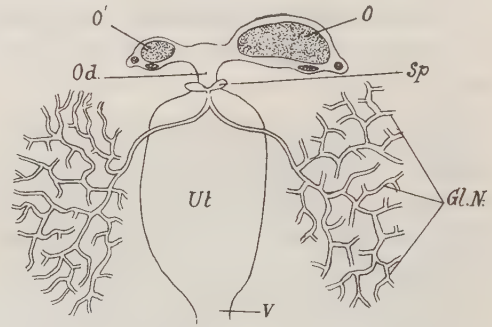


Fig. 94. — Appareil femelle du Mélophage du mouton (Vue dorsale).

O, O' ovaire droit et gauche ; Od., oviducte impair ;
Sp., spermathèque (paire antérieure de glandes
nourricières de Pratt) ; Gl. N., glandes nourri-
cières ; Ut., utérus ; V., vagin.

par les spermathèques, qui ont gardé leur nombre original mais se sont modifiées
dans leur forme extérieure.

Chez la très grande majorité des Muscides, en effet, ces spermathèques sont au
nombre de trois, qui se présentent sous l'aspect général de ceux des glossines, c'est-à-
dire comme des organes plus ou moins globuleux ou sphériques avec un canal fécon-
dateur très grêle. Chez les glossines le nombre de ces organes est réduit à deux comme
d'ailleurs chez les Stomoxes (TULLOCH, 1906) ; c'est le nombre même qu'on observe
chez l'Hippobosque et le Mélophage mais la forme primitive de ces organes et leur
fonction sont beaucoup moins modifiées que chez ces derniers. On n'observe aucune
tendance à la transformation des spermathèques chez les glossines, en une paire acces-
soire de glandes nourricières ; on peut donc sous ce rapport considérer l'évolution de

l'appareil générateur femelle chez ces mouches, comme un peu moins accentuée dans le sens spécial de la puparité, que celui des Pupipares types : à ce point de vue encore, les glossines occupent une place intermédiaire entre ces derniers et leurs alliés directs, les Stomoxes.

Rapports de cette organisation avec celle de certains diptères vivipares. — Chez différents types de Muscides vivipares, on trouve indiquées déjà d'une manière intéressante, quelques unes des principales modifications qui caractérisent l'organisation génitale femelle des glossines, en particulier la réduction des gaines ovariques dans les ovaires, et l'élargissement de l'utérus où les œufs viennent successivement séjourner pendant quelque temps pour y éclore. Chez *Mesembrina meridiana* L., par exemple, d'après HOLMGREN, le nombre des gaines ovariques se réduit à trois qui sont inégalement développées et d'après CHOŁODKOWSKY (1908) enveloppées dans un sac péritonéal commun, comme PRATT l'a observé chez le Mélophage. L'utérus est renflé dans sa partie moyenne de façon à servir de chambre incubatrice à l'œuf. Chez une autre espèce du même genre *M. mystacea* L., qui d'après PORTCHINSKY (ex. OSTEN SACKEN, 1887) est demeurée ovipare, le nombre des gaines ovariques atteint au contraire un chiffre plus élevé (jusqu'à 8) d'après les observations de CHOŁODKOWSKY. Enfin ce dernier auteur a également rencontré chez *Theria muscaria* Meig., une disposition qui se rapproche davantage encore de celle des glossines : les ovaires ne comprennent plus de chaque côté qu'une seule gaine ovarique, l'utérus se renfle d'une façon plus considérable encore et les glandes annexes, quoique tubuleuses et simples, ont ici un développement plus grand qu'on ne le rencontre d'ordinaire chez les autres types de Diptères vivipares (fig. 95).

C'est donc, au point de vue anatomique, exclusivement le développement exceptionnel pris par les glandes annexes, qui caractérise essentiellement parmi tous les autres, l'appareil femelle des glossines et des Pupipares. Chez ces insectes, une adaptation nouvelle de ces glandes s'est produite ; leur sécrétion exagérée va servir désormais à la nutrition de la larve qui peut ainsi accomplir en entier dans l'utérus son développement et sa croissance : c'est en cela d'ailleurs également que se distingue la viviparité de ces Diptères, de tous les autres phénomènes de même ordre connus non seulement chez les Diptères mais chez la totalité des insectes à développement amphigénétique, où la production de larves vivantes se réduit toujours à la ponte de larves très jeunes, qui s'accroissent définitivement en dehors de l'utérus maternel.

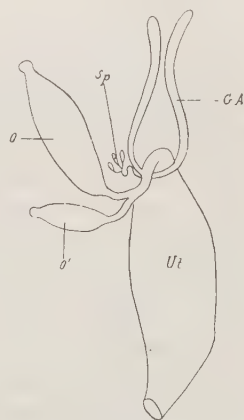


Fig. 95. — *Theria muscaria*. Appareil femelle, d'après Cholodkowsky.

O, O', ovaires formés chacun d'une seule ovariole ; Sp. spermatèques ; GA., glandes annexes ; Ut., utérus.

IV. Physiologie de la reproduction

a) Fonctionnement des ovaires

Le fonctionnement des deux tubes ovariques est simultané, mais avec un léger retard de l'un sur l'autre, de telle sorte qu'il y a alternance dans la maturation des œufs successifs des deux glandes. Le fait a d'ailleurs été mis en évidence par MINCHIN et STUHLMAN qui ont étudié la structure de l'appareil génital femelle des glossines. Lorsqu'un œuf du côté gauche par exemple, est parvenu à maturité, il descend dans l'utérus pour y accomplir son développement et c'est son homologue du côté opposé qui est destiné à lui succéder. On peut prévoir macroscopiquement la succession normale des différents ovules, d'après leurs dimensions respectives, au simple examen des ovaires (fig. 91).

Chez le Mélophage et sans doute chez tous les Pupipares, la même alternance s'observe dans le fonctionnement des gaines ovariques ; il y a même, d'après PRATT, chez le parasite du mouton une double alternance, les ovarioles étant au nombre d'une paire dans chacun des ovaires (fig. 93, 1 à 8). Cette disposition a pour effet de ne permettre jamais le développement de plus d'un œuf à la fois dans l'utérus.

Lorsque l'œuf le plus ancien a pu prendre un certain accroissement et qu'il se trouve près de la maturité, il engage en partie son extrémité postérieure dans l'oviducte impair, de telle manière qu'il intercepte le passage de son congénère opposé (fig. 98, p. 451). Dans les conditions ordinaires, si le fonctionnement de l'organe est parfaitement régulier, l'œuf mûr quitte la gaine ovarique et descend dans l'utérus, alors que l'ovule suivant se trouve encore réduit à des dimensions très restreintes et n'offre aucune tendance à envahir l'oviducte impair. Mais lorsque pour une raison quelconque, la descente dans l'utérus de l'œuf mûr ne s'est pas produite, l'accroissement des œufs suivants continuant à se faire, on constate que l'accès de l'oviducte est empêché pour celui qui doit lui succéder par le développement considérable pris par le premier œuf. Il en est ainsi, notamment, chez les femelles vierges âgées, qui ont été maintenues longtemps en dehors des mâles et chez lesquelles l'aspect offert par les gaines ovariques est le même que celui qui est représenté dans la figure 98, p. 451.

La viviparité des glossines comme celle des pupipares types est ainsi caractérisée, parmi toutes les autres modalités que ce phénomène peut affecter dans la série des insectes, en particulier des Diptères, par cette production d'un œuf mûr unique à la fois dans les gaines ovariques. Comme l'a montré HOLMGREN (1904) dans son aperçu d'ensemble sur la viviparité chez les insectes, tout au moins chez les formes à développement vivipare non parthénogénétique, c'est la pluralité des œufs mûrs au même moment dans les ovaires qui permet toujours, chez les *Sarcophaga*, les *Onesia*, les *tachinaires* vivipares, etc., l'éclosion simultanée dans l'utérus d'un plus ou moins grand nombre de larves. TOWNSEND (1908) a même tout récemment observé que chez certaines espèces de tachinaires le nombre des *œufs utérins*, c'est-à-dire des œufs qui ont pu accomplir simultanément tout leur développement dans l'utérus et sont prêts à éclore, atteint aisément deux à trois mille. Ce n'est guère que chez les *Mesembrina* et sans doute aussi chez *Theria muscaria*, dont l'étude a été faite dernièrement par CHOŁODKOWSKY (1908), que l'on peut trouver un processus de viviparité avec production d'un seul œuf fécondable à la fois, comparable à celui des Pupipares et des glossines.

b) Descente de l'œuf dans l'utérus. Autorégulation de la gestation

L'œuf mûr qui mesure 1 mm. 5 de longueur, abandonne l'ovariole et descend dans l'utérus où il est vraisemblablement fécondé à son passage par le paquet de spermatozoïdes qui se trouve toujours à l'entrée du conduit commun des spermathèques, ainsi que cela se produit chez tous les Muscides vivipares. On ne trouve en effet jamais d'œuf en voie de segmentation dans l'ovaire. Ce phénomène de déplacement de l'œuf non encore fécondé, vers l'organe où il doit subir l'action de l'élément mâle et ensuite effectuer son éclosion, est le phénomène capital d'où dépendra le rythme régulier des pontes. Or l'expérience montre qu'il est placé, dans une certaine mesure, sous l'autorité des centres nerveux conscients ou non de la mouche, qui peut l'entraver ou le suspendre complètement dans certaines circonstances : ce n'est donc pas là un simple phénomène mécanique ; il y a, de la part des femelles, *Autorégulation active* de leur gestation. Les observations suivantes le démontrent ¹ :

1° *Chez les femelles âgées non fécondées, l'œuf le plus ancien est retenu dans sa gaine ovarique, malgré la croissance déjà complète de celui qui doit lui succéder ; aucun œuf mûr ne parvient dans l'utérus qui reste ainsi constamment libre.*

En effet, une glossine femelle née au laboratoire le 26 décembre, est tuée sans avoir jamais été mise en contact avec un mâle, un mois plus tard, le 26 janvier ; on trouve dans l'ovaire *droit* un œuf de taille complète, au quart engagé dans l'oviducte

(1) Le faible nombre des mouches sur lesquelles portent les expériences, ne diminue aucunement la valeur des résultats, étant donnée la régularité extrême que présente, comme on le verra plus loin, le mécanisme de fonctionnement de l'appareil reproducteur.

impair. L'œuf correspondant du côté *gauche*, offre sensiblement les mêmes dimensions, alors que dans les conditions ordinaires il devrait être beaucoup plus petit. Les autres follicules ovulaires renferment des ovules à différents états de développement, beaucoup plus avancés que dans les conditions normales, et qui sont fortement comprimés par suite de la présence inusitée de l'œuf de la première chambre (Cf. fig. 98, p. 451). Les glandes utérines sont d'ailleurs restées à un degré de ramification assez peu accentué. L'utérus est complètement vide. Chez une glossine *témoin*, sacrifiée dix jours seulement après l'accouplement au laboratoire, on trouve un œuf de 1 mm. 5 dans l'utérus. La fig. 97 représenterait l'état de l'ovaire. Ainsi les glossines femelles non fécondées, suspendent d'elles-mêmes la descente de leurs œufs dans la cavité utérine.

2° *Lorsqu'on soumet une glossine en pleine activité de reproduction à des conditions de milieu défavorables, on constate, que même si la croissance des œufs a pu se continuer d'une façon normale, les œufs mûrs sont retenus dans l'ovaire et ne pénètrent pas dans l'utérus.*

Une série d'expériences dont le détail sera exposé plus loin (p. 449), montre que lorsqu'on fait subir à des femelles en cours de reproduction des actions thermiques ou hygrométriques défavorables, il y a un arrêt dans la maturation des œufs, qui suspend le fonctionnement normal de l'appareil reproducteur. Mais l'expérience suivante permet de mettre beaucoup plus nettement en évidence, le pouvoir d'autorégulation actif de la gestation dévolu aux glossines mères, parce qu'il n'y a manifestement pas eu ici d'arrêt dans la croissance des œufs ovariens.

Une mouche qui a déjà donné naissance régulièrement à deux larves avec des gestations de 10 à 11 jours, et qui se trouve par suite dans la période active de sa série de pontes, est placée le 13 février, aussitôt après sa dernière pupation, en *chambre humide* à la température constante du laboratoire (25°-27° C.). Elle est abondamment nourrie, les 13, 15, 18, 21, 22 février, toutes les fois qu'elle a manifesté le désir de piquer. Malgré ces excellentes conditions de nutrition la mouche meurt le 24 sans causes apparentes et sans avoir donné naissance à aucune larve. Or, à la dissection on trouve l'utérus vide ; mais les deux gaines ovariques sont distendues par un œuf volumineux de chaque côté, celui de l'ovaire gauche à un état un peu moins avancé que celui de droite qui présente les ornements définitifs du chorion. Les autres follicules ovulaires, surtout à droite, sont déformés par le développement inusité des œufs mûrs (fig. 98, page 451).

Il est donc ici tout à fait évident que les conditions d'humidité défavorables où s'est trouvée placée la mouche, n'ont nullement entravé la croissance des œufs et des follicules ovulaires. L'œuf mûr a pris dans l'ovaire, les ornements externes qui n'apparaissent nettement d'ordinaire que dans l'*utérus*. Mais il n'a pu parvenir dans ce dernier organe pour y accomplir son développement embryonnaire : il a été *retenu* dans l'ovaire, tandis que son homologue du côté opposé poursuivait sa croissance. Ces deux observations montrent que la glossine femelle possède la faculté remarquable, de régler elle-même, sans doute en vertu d'un mécanisme réflexe assez complexe, la descente de ses œufs dans l'utérus.

Chez les femelles qui n'ont point encore subi le contact des mâles, la rétention des œufs mûrs dans les gaines ovariques, a pour résultat, de ménager l'accès éventuel de

la cavité utérine aux substances spermatiques, le plus longtemps possible. Il faut en effet que le liquide déposé par le mâle remplisse d'abord l'utérus avant qu'il puisse parvenir aux réceptacles séminaux qui le mettront en réserve. Comme le micropyle de l'œuf, d'après STUHLMANN, se trouve à sa partie antérieure, un accouplement au moment où l'utérus serait déjà gravide resterait stérile : les spermatozoïdes déposés dans le vagin ne pourraient ni fertiliser l'œuf, ni parvenir à leur lieu de dépôt utile et normal. On conçoit donc très bien la nécessité de cet intéressant pouvoir de régulation de la gestation, dévolu aux femelles vierges. La limite de cette faculté d'arrêt des œufs mûrs dans l'ovaire, demanderait à être précisée. Les gaines ovariques ne pouvant être indéfiniment distendues, il est possible qu'au bout d'un certain temps les premiers œufs soient expulsés de l'ovaire et de l'utérus et rejetés au dehors. D'après STUHLMANN, la parthénogenèse pourrait se produire chez *Glossina fusca*. Ce serait alors une limite rationnelle de cet état de choses, quoiqu'elle nous paraisse bien, devoir être tout à fait exceptionnelle. Nous avons conservé au laboratoire pendant 4 mois du 15 août au 10 décembre, une *palpalis* femelle, sans qu'elle ait jamais produit aucune larve.

Chez les femelles fécondées, la rétention dans l'ovaire de l'œuf mûr, équivaut à un réglage direct de la fécondation de celui-ci. C'est en somme, par un mécanisme différent, une propriété analogue à celle que l'on connaît depuis longtemps chez les reines d'abeilles, qui peuvent déterminer, ou non, la fécondation de leurs œufs par les éléments mâles contenus dans leur spermathèque, suivant les conditions que leur dicte leur instinct. Il faut admettre qu'une sensibilité spéciale avertit la mouche que son état physiologique ne se prête pas à la nutrition d'une larve. Elle prévient son apparition qui l'épuiserait. On verra de même, que, lorsque les conditions défavorables s'affirment au cours d'une gestation commencée, la glossine expulse prématurément son produit : elle s'en débarrasse.

Ainsi, le rythme de la succession des pontes est placé, dans une large mesure, sous l'autorité, probablement réflexe, des centres nerveux de la glossine mère.

c) Durée du développement embryonnaire intra-utérin

Les phénomènes de la segmentation, et de la formation de l'embryon n'ont pas été suivis dans le détail, car ils ne paraissent pas différer d'une façon sensible des phénomènes généraux que l'on connaît chez les Muscides. Mais il est intéressant d'apprécier leur durée, qui permettra ensuite de définir celle de la vie larvaire proprement dite, en partant du moment des pontes.

L'œuf mûr descend en général dans l'utérus, vers le deuxième jour qui suit l'expulsion de la larve précédente. L'époque de son éclosion peut être appréciée approximativement d'après les observations suivantes :

Une glossine qui a fourni pendant plusieurs mois une succession très régulière de pontes, est sacrifiée au commencement du 6^e jour après l'expulsion de sa dernière larve : on trouve dans l'utérus une jeune larve de 2 millimètres de long, à peine à la fin de sa première mue, et tout récemment issue du chorion de l'œuf encore intact (pl. II, fig. 3).

Une deuxième glossine dont les pontes se sont produites en même temps que celles de la précédente, et d'une façon tout aussi régulière, est sacrifiée *trois jours* après l'expulsion de sa dernière larve. On trouve dans l'utérus un œuf qui n'est pas encore éclos, mais affecte un état de développement assez avancé.

L'époque normale de l'éclosion de l'œuf doit donc se produire, approximativement, vers la fin du 5^e jour qui suit la ponte précédente, et la durée moyenne du développement embryonnaire, ou du séjour de l'œuf dans l'utérus, peut être fixée par suite à *trois jours* environ.

Chez les femelles primipares qui sont déjà depuis un certain temps élevées en captivité, et qui ne présentent pas encore extérieurement les signes manifestes de la gestation, on trouve très souvent un œuf dans la cavité utérine, alors que les glandes nourricières n'ont encore acquis qu'un état de développement notoirement insuffisant pour satisfaire aux besoins de nutrition de la larve. Il semble bien, étant donné le temps considérable qu'exige toujours l'apparition de la première larve, que l'œuf est, dans ces cas, parvenu dans l'utérus d'une façon précoce et que son développement exigera un temps plus long que lorsque le mécanisme des phénomènes reproducteurs s'est régularisé, à la suite de la première ponte. Il ne serait pas impossible que l'embryon soit nourri directement par osmose, de la sécrétion des glandes nourricières utérines, et que son développement se trouve dès lors ralenti, au début, en raison de l'absence ou de l'insuffisance de cette sécrétion. Ce n'est là d'ailleurs qu'une simple hypothèse, car il n'est pas probable que le liquide nourricier s'accumule en quantité appréciable dans l'utérus. On n'en rencontre que des traces, et de plus l'œuf adhère étroitement aux parois de l'organe, de telle sorte que le contact de l'œuf avec la sécrétion alimentaire se trouve considérablement réduit.

Enfin, il n'existe aucune zone de placentation analogue à celles que CHOLODKOWSKI (1907-08) a décrites chez certains Diptères vivipares, comme les Mésebrines et les Théria, où le chorion de l'œuf en voie de développement dans l'utérus, paraît en rapport avec des lignes d'épaississement particulières de la paroi utérine, qui pourraient, d'après cet auteur, jouer le rôle de *placenta*.

d) Vie larvaire intra-utérine ; sa durée

Lorsque les phénomènes de segmentation et de formation de l'embryon et de la larve sont terminés, le chorion de l'œuf se brise suivant une longue fente longitudinale et la jeune larve éclot. Nous décrirons, page 454, ses caractères morphologiques

et son organisation. La larve, comme l'œuf, se trouve étroitement enveloppée par les parois de l'utérus qui se resserrent autour d'elle en vertu de leur élasticité propre, de telle sorte qu'il est difficile d'en extraire, sans la blesser, la jeune larve, qui paraît leur adhérer intimement. Chez les Pupipares au contraire, la jeune larve repose à l'aise dans la cavité utérine qui est fortement distendue par le liquide alimentaire (BERLESE 1899).

La larve de glossine, même à un stade très jeune, peut accomplir quelques mouvements dans l'intérieur de l'utérus, surtout dans sa région céphalique. Celles des Mélophages au contraire, nous ont paru à tout âge complètement dépourvues de mobilité propre. L'orifice buccal de la larve se trouve, comme le montre la figure 104, directement en contact avec la papille dorsale de l'utérus où vient sourdre la sécrétion des glandes à lait. STUHLMANN qui signale en quelques mots cette disposition chez *Glossina fusca*, en infère que la larve peut ainsi sucer directement sa nourriture. Nous pensons qu'il faut aller plus loin dans cet ordre d'idées et dire, que les larves de glossines *tettent* la sécrétion lactée dans l'utérus maternel, à la façon des jeunes Echidnés, ou des petits Marsupiaux, dans la poche qui les abrite. La transformation du pharynx, que nous décrirons plus loin, en une véritable langue destinée à la succion, l'absence de liquide nourricier autour de la larve et dans la cavité utérine, même dans l'intervalle des gestations, s'indiquent nettement en faveur de cette manière de voir ; on peut dire que le lait n'est pas déversé mécaniquement dans l'utérus ; il n'y parvient qu'en infime quantité : *c'est la larve elle-même qui le tette, au fur et à mesure de ses besoins*.

Il est probable aussi que la larve ingère, à l'occasion, les spermatozoïdes qui débordent l'orifice du conduit commun des spermathèques, et se répandent souvent dans les parties limitrophes de la cavité utérine. On en trouve jusque sur la tête de la larve, à côté de l'orifice buccal. On verra plus loin comment la larve, surabondamment gorgée du lait spécial produit par les glandes maternelles, le met en réserve dans son estomac qui ne communique plus avec l'intestin terminal ; comment, par suite, la biologie larvaire et nymphale des glossines affecte une forme tout à fait particulière, les éléments histologiques de l'épithélium digestif se transformant en cellules de réserve, et la nymphose ayant lieu d'une façon précoce, avant que le tube digestif n'ait accompli la digestion de l'importante masse nutritive qu'il renferme.

La croissance de la larve est rapide ; en *quatre* ou *cinq* jours en moyenne, d'après nos observations, elle a atteint des dimensions plus de quatre fois plus fortes que celles qu'elle présentait à sa naissance ; elle est alors expulsée de l'utérus et se nymphose à l'extérieur au bout d'un temps très court. Aussi, dans les conditions ordinaires, cette durée de 4 à 5 jours qui exprime la durée moyenne de la vie larvaire intra-utérine, s'applique-t-elle également à la totalité de l'existence larvaire de la *Gl. palpalis*.

Mues. — STUHLMANN n'a pu déterminer si la larve de *Gl. fusca* subissait des mues dans l'organisme maternel. AUSTEN antérieurement (1904) a fait allusion aux changements de forme offerts par les larves de la *palpalis*, qui correspondent à des stades, probablement séparés par des mues. D'après nos observations, le nombre des mues larvaires de cette glossine peut être fixé à *trois*, qui est le chiffre normal pour les Muscides, les OÉstrides, et les Pupipares (HENNEGUY, 1906).

La première a lieu d'une façon très précoce, quand la larve mesure à peine 2 mil-

limètres de longueur, et sans doute presque aussitôt après sa naissance. Ainsi, chez une glossine sacrifiée au commencement du 6^e jour après sa ponte, une larve mesurant 2 millimètres à peine, a été rencontrée dans l'utérus à côté de la paroi vide et encore intacte de son œuf; cette larve qui venait d'éclore, avait déjà presque complètement achevé sa première mue, dont la dépouille chitineuse était encore rattachée à la région buccale par une sorte de filament quicorrespondait sans doute à la mue pharyngienne (pl. II, fig. 3). Cette dernière constatation indique de plus, que le phénomène a lieu également ici *d'arrière en avant*, ainsi que LEUCKART l'a constaté chez les larves des Pupipares, la tête se débarrassant en dernier lieu de sa dépouille exuviale.

La deuxième mue ne se produit que beaucoup plus tard, vers la fin de la vie larvaire, quand la larve a grossi de plus du double de sa taille initiale; on en retrouve les dépouilles toutes fraîches dans l'utérus, au moment où la larve abandonne le corps de la mère. Nous verrons plus loin, d'ailleurs, à quels changements importants dans les caractères extérieurs des larves correspondent ces chutes de l'ancienne cuticule chitineuse. A la troisième mue, qui a lieu comme à l'ordinaire au moment de la transformation en nymphe, la larve ne se débarrasse pas de sa dépouille externe qui constitue la paroi durcie et noire du tonnelet nymphal, ainsi que cela se produit chez tous les Diptères dont la nymphe est une *pupe* immobile. On voit, en somme, que les mues des larves de glossines, sont entièrement comparables à celles que LEUCKART (1858) et PRATT (1893) ont décrit pour la larve du Mélophage.

Le paquet chiffonné des exuvies larvaires est déposé, comme le chorion des œufs après l'éclosion, à la partie antérieure et ventrale de l'utérus sous la région céphalique de la larve (fig. 104 *ex.*). On conçoit la nécessité d'une semblable disposition qui est due à ce que la partie postérieure du corps se libère d'abord; elle évite l'obstruction de l'orifice de l'utérus qui permet l'accès de l'air extérieur aux stigmates de la larve.

Comme chez les Pupipares, la première et la deuxième cuticule chitineuse sont minces et extensibles. L'épaississement définitif du revêtement chitineux de la surface du corps ne se produit qu'après la deuxième mue: la cuticule devient alors d'une épaisseur dix à douze fois plus considérable.

Les mues chitineuses n'abandonnent pas directement la cavité de l'utérus, et la larve, lorsqu'elle est expulsée au dehors, ne les entraîne pas avec elle. Cependant elles n'encroûtent nullement l'espace réservé à la larve et le dépôt qu'elles forment, après des gestations nombreuses, chez les femelles multipares n'est pas plus abondant que celui qu'on observe après la mise au jour de la première larve. Que deviennent alors ces dépouilles larvaires?

Les larves de Diptères, en particulier celles du groupe des Pseudo-céphalées, auxquelles appartiennent les larves de glossines qui sont complètement dépourvues d'appareil masticateur, ne peuvent pas dévorer leurs mues ainsi que cela s'observe si fréquemment chez les chenilles, les Peripates et un très grand nombre d'Arthropodes. D'autre part, il serait à craindre qu'en s'accumulant dans la région antérieure de l'utérus, après plusieurs gestations, ce paquet d'exuvies ne vienne à obstruer l'orifice des glandes nourricières et à entraver ainsi la nutrition de la larve. Il est donc nécessaire que ces restes disparaissent d'une façon quelconque.

En suspendant artificiellement la production des larves chez des glossines en

cours de ponte, nous avons observé que le paquet des mues se transformait dans l'utérus en une petite masse amorphe et compacte, de couleur noire, tendre et cassante. Il y a donc modification directe de la matière chitineuse en dehors de la larve. La pellicule mince qui adhère étroitement aux parois de l'utérus est devenue un dépôt granuleux et solide qui peut être plus facilement entraîné au dehors au moment de la sortie de la larve. Ce phénomène n'est peut-être pas spécial aux larves de glossines. Il est intéressant de le rapprocher de celui qui se produit chez certaines larves de *tachinaires* parasites d'insectes. Le *calyce* chitineux noir en forme de cornet qui emboîte souvent l'extrémité postérieure du corps de ces larves et les rattache aux trachées de leur hôte, est en partie, sans doute, constitué par une modification analogue de la cuticule des mues successives, dans l'organisme même de l'hôte. Nous avons pu constater, en 1906, chez les larves de *Siphona*, parasites de celles de *Tipula gigantea*, que les mues prenaient une part certaine à la constitution du *calyce* fixateur ; et ces recherches reprises au Congo, sur des tachinaires parasites de Vespides sociaux des genres *Icaria* et *Belonogaster*, nous ont confirmé dans cette manière de voir. On peut donc penser, pour une légère partie, à une production propre du parasite ainsi que l'avait antérieurement conçu KÜNCKEL D'HERCULAI (1879) et non pas seulement à une réaction parasitaire des trachées de l'hôte. La dégénérescence des mues en une matière chitineuse compacte, serait utilisée chez les tachinaires pour la fixation de la larve, tandis que chez les larves de glossines c'est une matière de rebut destinée à être évacuée.

e) Emission des larves ou ponte

Capacité reproductrice. — Lorsque la larve a terminé sa croissance elle est expulsée de l'utérus la partie postérieure en avant. La femelle s'aide de ses membres postérieurs pour accélérer sa délivrance qui est facilitée par les mouvements propres de la larve et son extrême plasticité. On peut donc dire que *Glossina palpalis*, comme ses congénères *Gl. morsitans* et *Gl. fusca*, est une mouche *larvipare* et non pas strictement *pupipare*. Mais les différences exprimées par ces deux termes ne sont d'ailleurs que d'une valeur tout à fait secondaire au point de vue biologique, puisque la larve des glossines, lorsqu'elle sort du corps de sa mère dans les conditions normales, a cessé de s'alimenter et qu'elle se transforme dans les mêmes conditions que les pro-nymphes immobiles, émises par les Diptères Pupipares ; nous aurons d'ailleurs l'occasion plus loin de discuter cette intéressante question.

Nous avons déjà vu que la première ponte est lente à se produire. Il faut compter après l'accouplement *plus de trois semaines*, souvent un mois environ, pour voir appa-

(1) Tout récemment NIELSEN (1909) indique aussi l'existence de débris de mues, dans les calyces trachéens qui abritent les larves de tachinaires endoparasites.

raître la larve. Nous avons indiqué précédemment les raisons qui motivent cette durée exceptionnellement longue de la première gestation : les glandes utérines sont encore en voie de croissance lorsque l'utérus devient gravide, et sinon l'éclosion de l'œuf, à coup sûr l'évolution de la larve, se trouve retardée par suite de l'insuffisance de la sécrétion nourricière. Mais, tout au moins au laboratoire, lorsque la première larve a été mise au jour, le rythme reproducteur se régularise, les gestations successives se produisent à des intervalles qui varient très peu et les larves sont pondues les unes après les autres au bout d'un temps sensiblement constant si les conditions thermiques ou hygrométriques extérieures ne changent pas : tous les *neuf* ou *dix* jours en moyenne, à 25° C. Il n'est naturellement besoin d'aucun nouvel accouplement après chaque ponte, puisque les réceptacles séminaux ont été remplis complètement, dès le premier et unique rapport avec le mâle.

Le tableau suivant exprime la succession normale des pontes de 2 glossines, à la température constante de 25-27° C., dans les conditions d'humidité normales du laboratoire de Brazzaville, au début de la saison des pluies. L'élevage a commencé le 28 septembre et l'accouplement a eu lieu en cage ce jour même.

Succession des pontes	Date des pontes		Intervalle en jours	
	Glossines n° 1	Glossines n° 2	Glossines n° 1	Glossines n° 2
Première	17 octobre	19 octobre	20 jours	22 jours
Deuxième	26 octobre	28 octobre	9 —	9 —
Troisième	4 novembre	6 novembre	9 —	9 —
Quatrième	14 novembre	15 novembre	10 —	9 —
Cinquième	24 novembre	24 novembre	10 —	9 —
Sixième	3 décembre	4 décembre	9 jours 1/2	10 —
Septième	13 décembre	*	10 —	*
Huitième	23 décembre	*	10 —	*
	*	*	*	*

Pour les pontes numéros 2 et 3, les mouches ont été nourries en moyenne toutes les 48 heures, après avoir été exposées pendant quelques heures de l'après-midi à la température de 30-32° C. Pour les pontes suivantes, elles ont été constamment maintenues à T. = 25-27° C. et ne se sont gorgées que tous les trois jours.

La glossine n° 2 est morte le 10 décembre, sans cause apparente, après avoir donné naissance à 6 larves au cours de *deux mois et demi* de captivité. A ce moment la mouche est disséquée et l'on trouve dans l'utérus une septième larve en voie de développement. Le reste de l'appareil est vide de toute trace d'œuf.

La glossine n° 1 meurt le 26, également sans cause apparente, après exactement *trois mois* d'élevage. Elle a produit *huit* larves en *treize* semaines. La dissection mon-

tre que l'utérus renferme encore un œuf en voie de développement, mais l'ovaire est vide.

Les deux mouches sont donc mortes après épuisement des ressources de leurs gaines ovariennes. *Il faut en conclure que la durée moyenne de vie d'une glossine femelle n'est guère supérieure à trois mois, et qu'une série de huit à dix pontes successives, représente la teneur normale des facultés reproductrices de la palpalis.*

Cette capacité reproductrice est en somme assez réduite ; mais la perfection très grande du mode de reproduction compense largement l'insuffisance numérique des produits.

L'activité de reproduction de la *palpalis* paraît un peu plus grande que celle de *Gl. fusca*. STUHLMANN a observé que cette glossine produisait une larve en moyenne tous les douze jours à 23-25° C. La succession des pontes serait donc ici un peu moins rapide, la température, il est vrai, étant plus basse ; mais la capacité reproductrice de cette espèce est absolument la même que celle de la *palpalis*. L'auteur allemand a en effet noté l'obtention d'un maximum de 8 larves, pour une seule glossine, pendant un laps de temps de 3 mois 1/2.

Influence des saisons et de la nourriture. — Il ne semble pas exister de saison particulière pour la ponte ; elle peut, tout au moins au laboratoire, se produire toute l'année, aussi bien en saison chaude qu'en saison froide, plus ralentie seulement pendant cette dernière.

Ainsi, au laboratoire de Brazzaville, des pupes ont été obtenues pendant le mois d'août où la moyenne thermique s'abaisse à 22°, et les intervalles notés entre les pontes successives ont été normalement de 11 jours.

Chez *G. fusca*, d'après STUHLMANN, il y a également reproduction pendant toute l'année sans différences appréciables, au moins au laboratoire, au cours des deux saisons principales.

Si les différences de température ne paraissent agir que d'une façon modérée sur le rythme reproducteur des glossines au laboratoire, dans la limite des variations saisonnières, il est probable que, dans la nature, leur action doit être beaucoup plus marquée, parce que les besoins de nutrition, au moins chez la *palpalis*, diminuent notablement au-dessous de 25° C., et que les mouches pendant la saison froide cherchent moins fréquemment à piquer. Or l'alimentation exerce une influence très sensible sur l'activité de la gestation. Le rythme régulier des pontes n'est obtenu au laboratoire que lorsque les glossines sont alimentées d'une façon parfaitement régulière ; lorsque la fréquence des prises de sang diminue chez les glossines en gestation, il y a un ralentissement concomittant manifeste dans la production des larves.

L'examen du tableau de pontes des deux glossines précédentes montre nettement, surtout pour la glossine n° 1, l'influence accélératrice de la nutrition sur la durée de la gestation. Pendant l'intervalle de la deuxième et de la troisième ponte la mouche a été régulièrement nourrie toutes les quarante-huit heures, et, pour activer son avidité nutritive, elle était soumise au préalable pendant deux heures environ, à l'étuve, à une température de 30° à 32° C. Dans ces conditions, l'intervalle séparant les pontes successives a été exactement de 9 jours + 1 heure pour la deuxième ; 9 jours — 3 heures pour la troisième.

A partir de ce moment la mouche n'a plus été nourrie que tous les trois jours. La 4^e ponte a eu lieu alors, après *10 jours moins 1 heure* ; la 5^e après *10 jours + 3 heures* ; la 6^e n'a demandé que *9 jours 1/2* ; mais la 7^e est revenue à *10 jours + 2 heures* environ ; la 8^e à *10 jours + 3 heures* environ.

Pour la glossine n° 2, il est vrai, les influences accélératrices ou retardatrices de la nutrition ont été un peu moins sensibles. Mais dans une autre série d'élevages qui ont eu lieu en janvier et février, où les mouches n'ont été nourries que d'une façon beaucoup plus irrégulière, parfois seulement tous les 4 jours, les intervalles entre les pontes successives se sont fréquemment élevés à *11 jours*. Le Dr LEBŒUF a lui-même obtenu dans les mêmes conditions, en septembre et octobre 1908, des intervalles de pontes successives de onze et douze jours.

On voit donc que : *la régularité si remarquable du fonctionnement de l'appareil reproducteur est subordonnée dans une mesure assez étroite, à la nutrition plus ou moins parfaite de la glossine mère, et par suite aux conditions physiques extérieures qui sont susceptibles de l'influencer.*

Influence de la gestation sur l'avidité nutritive. — Au laboratoire, on remarque aisément que l'alimentation des glossines femelles est d'autant plus difficile à réaliser que leur état de gestation se trouve plus avancé. Immédiatement après la ponte, elles sont en général excessivement avides ; et il est important de leur fournir un repas copieux sous peine de les voir succomber rapidement à l'inanition. Elles se gorgent encore facilement au début de leur gestation, lorsque l'œuf est récemment descendu dans l'utérus ou quand la larve est encore très jeune. Mais lorsque celle-ci a déjà pris un développement suffisant pour qu'on l'aperçoive par transparence à la face ventrale de l'abdomen de la mère, la mouche refuse alors presque complètement de s'alimenter jusqu'à sa délivrance ; elle ne se décide à piquer que si ses repas antérieurs ont été insuffisants, ou si l'on insiste d'une façon toute spéciale. C'est pour cette raison que, dans la nature, il est pour ainsi dire exceptionnel de capturer des *Gl. palpalis* en état de gestation avancée. Il est donc probable que, livrées à leurs propres instincts, dans les conditions naturelles où elles ne seront plus soumises comme au laboratoire à une alimentation intensive, les glossines femelles présenteront pendant la saison froide une succession de pontes beaucoup moins régulière et moins rapide.

C'est sans doute à cette diminution dans l'activité reproductrice qu'il faut attribuer la moindre fréquence des mouches en saison sèche, constatée dans certains gîtes permanents secondaires du Bas-Congo français. Ainsi que nous l'avons dit, au voisinage des sources de certains ruisseaux, qui sont éloignés des rivières importantes, toute l'année on peut rencontrer des glossines, mais à vrai dire en quantité très faible pendant la saison froide. Or cette diminution du nombre des mouches, comme nous l'avons vu précédemment, ne s'observe pas dans les gîtes permanents qui se développent sur les bords des grands cours d'eau. On n'y peut guère noter, d'autre part, une plus grande abondance des mouches pendant la saison sèche, au moment où, d'après notre théorie, doit se produire le reflux des glossines, des gîtes temporaires dans ces gîtes permanents. A notre avis cette constance du nombre peut se comprendre aisément par la diminution compensatrice de l'activité reproductrice des femelles à cette époque. Toutes ces observations, par conséquent, sont en faveur de la théorie des

migrations des glossines : on pourrait difficilement expliquer, d'une autre manière, comment dans certains gîtes permanents d'étendue très limitée où les conditions de débit du cours d'eau sont sensiblement constantes, les mouches diminuent en saison froide, alors que dans les gîtes permanents beaucoup plus importants cette diminution n'est pas appréciable. La rentrée des glossines émanées des différents points d'un territoire, le long des rives des cours d'eau principaux qui l'arrosent, y compense l'abaissement du nombre des mouches, déterminé par l'activité moindre de la reproduction.

f) Accidents de la gestation

La série normale des pontes peut être troublée par deux catégories d'accidents éventuels de la gestation : *l'avortement*, et la *nymphose intra-utérine*.

L'*avortement* ou l'expulsion *avant terme* de la larve en voie de développement, se produit assez fréquemment dans les cages. Il a été suspecté pour la *palpalis* par GREIG et GRAY, (AUSTEN 1904) ; signalé par STUHLMANN pour *Glossina fusca*. Lorsque des glossines mères sont capturées, dans la nature, à un état de gestation déjà avancé, elles laissent fréquemment échapper leur jeune produit qui n'est pas viable. On a pu croire, au début, que c'était même la forme normale de la reproduction de la *palpalis*, et que les jeunes larves, ainsi émises à l'extérieur, s'accroissaient en dehors du corps de la mère. Le phénomène ne se produit jamais lorsque les mouches sont déjà, depuis quelques jours, soumises à la captivité, dans des conditions de milieu relativement bonnes. Il se manifeste, au contraire, sous l'influence de l'inquiétude, lorsque les glossines nouvellement captives se débattent, cherchent à s'échapper et se heurtent, en volant, aux parois qui les retiennent prisonnières. On peut d'autre part (voir ci-après, p. 452), le déterminer expérimentalement, en soumettant les mouches en gestation à des influences d'humidité défavorables. Il s'agit donc bien là, à défaut de toute autre preuve, d'un accident de la gestation. Chez les invertébrés vivipares on connaît des exemples semblables. En particulier chez les Peripates, STEEL (ex. BOUVIER 1907) signale l'expulsion précoce des embryons chez certaines espèces, sous l'influence de conditions défavorables.

On comprend, dès lors, que, sous peine d'avortement, les glossines femelles gravides sont condamnées à une existence tranquille et régulière : c'est là, la raison maîtresse de leur caractère sédentaire que nous avons déjà signalé. Toutefois cet accident ne saurait avoir d'autres conséquences que d'entraîner la mort de la larve prématurément mise au jour, et de troubler momentanément le rythme régulier des pontes ; il n'intéresse en rien la progéniture ultérieure ni la vie de la glossine mère.

La *nymphose intra-utérine*, est un accident plus grave qui se produit aussi bien dans la nature, qu'en captivité, et qui entraîne, cette fois, non seulement la mort de la

larve, mais aussi celle de la mère et par suite celle de toute sa descendance ultérieure. Lorsque, pour une raison quelconque, le durcissement des téguments larvaires se produit dans l'utérus, entraînant l'immobilisation nymphale de la larve, soit parce que celle-ci est morte sur place à la fin de sa croissance mais avant d'avoir été expulsée, soit parce qu'il y a eu véritablement nymphose prématurée dans l'utérus, la mise au jour du produit devient impossible. Le diamètre de l'orifice vulvaire est insuffisant pour livrer passage au corps condensé et globuleux de la pupe, et même à celui de la larve, qui, dans les conditions normales, ne parvient au jour que grâce à son extrême plasticité. Seules, les protubérances arrondies qui ornent la partie caudale de la larve, peuvent faire saillie par l'orifice génital, mais le reste du corps est arrêté aussitôt après.

Dans ces conditions la glossine mère ne tarde pas à mourir ; la compression exercée par l'utérus gravide sur les parois du tube digestif, l'empêche de s'alimenter, et, l'orifice anal se trouvant clos par suite de la dilatation exagérée de l'orifice vulvaire, il se produit une stase des fèces dans l'ampoule rectale : pour cette double cause la mort de la mouche est rapidement assurée. Cet accident de parturition se montre assez fréquent chez les glossines soumises à la captivité. Il est venu, trop souvent, troubler la série de nos expériences et s'est manifesté aussi bien chez des femelles primipares que chez des femelles dont les pontes antérieures avaient été normales. D'autre part, il a été observé *une fois* à Brazzaville dans la nature, chez une glossine prise au sein d'un gîte. Etant donnée la rareté des femelles en état de gestation avancée, qu'on peut capturer dans les gîtes, cette observation unique ne démontre nullement que le phénomène puisse être considéré comme exceptionnel. Il est probable qu'il est aussi fréquent dans la nature que dans les élevages artificiels et constitue une déféction manifeste du mode de reproduction de la *Gl. palpalis*. Il est intéressant de faire remarquer que STUHLMANN ne fait aucune allusion, chez la *Gl. fusca*, à aucun phénomène de ce genre, ce qui laisse à penser que pour cette espèce il est au moins beaucoup plus rare. Rien de semblable n'a été signalé non plus dans le mode de reproduction des Diptères Pupipares.

g) Modifications expérimentales du fonctionnement de l'appareil reproducteur

Nous avons déjà vu que le mécanisme régulier des pontes nécessite une succession très constante des différents phénomènes préliminaires à l'émission de chaque larve : maturation de l'œuf, sa descente dans l'utérus, sa fécondation, développement embryonnaire, développement de la larve. Cette régularité n'est atteinte que si les glossines sont soumises à une alimentation abondante. Dans les conditions de cons-

tance de température et d'humidité qui sont réalisées au laboratoire, nous avons noté quelques variations légères dans la régularité et la rapidité de production des larves, suivant que les glossines mères étaient soumises à une alimentation plus ou moins abondante. Or nous savons également, que l'avidité de nutrition de la *palpalis* et par suite ses conditions d'alimentation, sont influencées directement d'une façon extrême par des variations dans les facteurs physiques normaux de sa zone d'habitat. Il doit donc y avoir un retentissement parallèle de ces mêmes influences sur le fonctionnement de l'appareil reproducteur femelle, qui permettra d'apprécier d'une nouvelle manière l'adaptation étroite de la mouche à son milieu.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons soumis des glossines en cours de ponte à des conditions d'humidité et de température légèrement différentes de celles du laboratoire, en les portant dans leur nouveau milieu immédiatement après l'expulsion de leur larve, de manière à agir sur l'appareil reproducteur avant l'entrée nouvelle en gestation, dès le début de la série de phénomènes qui y conduisent. Bien que les différentes expériences qui ont été effectuées, n'aient pu malheureusement porter chacune que sur une seule glossine, les résultats obtenus sont néanmoins démonstratifs en raison de la régularité offerte par les pontes antérieures des glossines utilisées, qui constituent ainsi des *témoins* parfaits. Les mouches choisies pour les expériences étaient en pleine activité de reproduction et avaient produit antérieurement des larves bien constituées dans un délai moyen de 11 jours.

I. — ACTION DE LA CHALEUR

Trois expériences ont été effectuées, l'une à 30° C. en chaleur ménagée le jour seulement ; l'autre à 33-35° C. dans les mêmes conditions ; la troisième à 33-35° C. en chaleur constante, toutes les trois pour un degré hygrométrique de 75 à 80 0/0 environ. Pendant le cours des expériences les mouches ont été nourries le plus fréquemment et le plus copieusement possible.

Expérience I. — Une glossine est mise après sa ponte, à partir du 15 février, à l'étuve à 30° C. pendant 10 heures tous les jours ; la nuit elle est reportée à la température normale du laboratoire (25-27° C.). Elle est nourrie les 15, 16, 18, 21 février.

La ponte a lieu le 23 février à 2 heures, donnant une larve très volumineuse du poids de 0 gr. 025. Durée, depuis la ponte précédente : 8 jours — 4 heures.

Expérience II. — Une glossine pond sa larve le 25 février au soir. Elle est nourrie, puis placée à partir du 26 au matin, à l'étuve à 33-35° C. pendant 10 heures, tous les jours ; la nuit à la température du laboratoire (25-27° C.). Elle est gorgée les 26, 27, 28 février, 1^{er} mars, puis elle refuse toute nourriture. Mort le 5 au matin *sans production de larve*, 9 jours après le début de l'expérience.

Expérience III. — Une glossine est mise aussitôt après sa ponte le 24 février à l'étuve à 33-35° C. *jour et nuit*. Elle est gorgée les 24 et 25 février. Le 26, elle refuse

de se nourrir et meurt le 27 sans production de larve, trois jours après le début de l'expérience.

De ces trois expériences, les deux premières offrent un intérêt spécial en raison des conditions exactement parallèles suivant lesquelles elles ont été conduites.

La température *diurne* de 30° C. s'est montrée nettement *accélétratrice de la gestation*. La ponte a eu lieu après un intervalle de *8 jours moins 4 heures*, qui représente le *minimum absolu* de toutes nos observations, et le produit, qui cependant a donné une *pupe non viable*, offrait des dimensions et une vigueur tout à fait remarquables. Nous verrons de plus, que cette action favorable ne s'est pas limitée à la ponte actuelle, mais s'est étendue, bien que l'influence optima de la température de 30° C. ait été interrompue, aux deux générations suivantes de la même mouche.

Tandis que la température ménagée de 30° C. exerce une action *accélétratrice* aussi

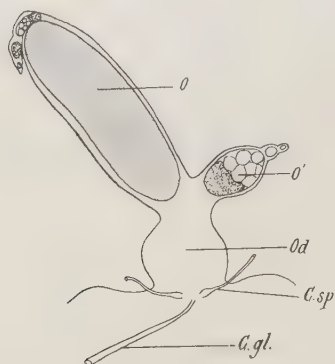


Fig. 96. — Etat des ovaires 9 jours après la ponte, chez une glossine soumise à 33 — 35° C. pendant 10 heures chaque jour. $\times 20$.

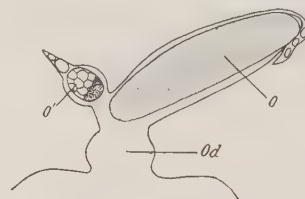


Fig. 97. — Etat des ovaires 3 jours après la ponte, chez une glossine soumise à 33 — 35° C, jour et nuit. $\times 17$.

O, O', ovaires droit et gauche; Od., oviducte impair; C. sp., conduit des spermathèques; C. gl., canal commun des glandes nourricières.

remarquable sur la ponte, celle de 33-35° C. agissant pendant le même temps, *l'arrête d'une manière absolue*. C'est là un résultat inattendu et très frappant, qui montre combien la glossine est sensible à des actions calorifiques d'une faible étendue. L'examen des organes reproducteurs après dissection montre que la gestation, *9 jours* après la dernière ponte, *n'est même pas commencée* (fig. 96). L'aspect de l'ovaire est absolument le même que celui qu'on peut observer au lendemain de la ponte dans les conditions ordinaires. Un seul œuf paraît en état de maturation (O') mais n'a pas encore quitté l'ovariole; quant aux autres follicules germinatifs ils sont tous à un état d'évolution peu accentué. On ne peut affirmer ici qu'il y ait eu simplement rétention de l'œuf mûr dans la gaine ovarique; il semble plutôt qu'il se soit produit un arrêt presque complet dans la croissance et la maturation des œufs, c'est-à-dire dans le fonctionnement propre de l'ovaire.

Dans ces conditions le résultat de l'expérience III ne saurait surprendre. L'examen

des organes de la glossine qui a été soumise à une température de 33-35° C. *jour et nuit* pendant trois jours, montre que l'état de l'ovaire est sensiblement le même qu'après la ponte (fig. 97) : l'œuf le plus âgé n'est pas descendu dans l'utérus ; il y a eu également *arrêt dans le fonctionnement de l'ovaire*.

Les expériences I et II dans lesquelles les températures supérieures à 25-27° ne sont entrées en jeu que pendant la moitié de la journée à peine, peuvent se ramener, en somme, à l'étude des *moyennes* respectives *journalières* de 28° C. pour l'expérience I, de 30° C. pour l'expérience II. On voit ainsi qu'une différence de 2° C. dans les moyennes de température suffit à déterminer les changements importants dans le mécanisme de la reproduction de la *Gl. palpalis*.

II. — ACTION DE L'HUMIDITÉ

Deux expériences ont été réalisées, l'une avec une glossine accoutumée à la température normale du laboratoire, l'autre avec une glossine qui avait été antérieurement soumise à la température diurne accélératrice de 30° C. pendant huit jours (glossine de l'expérience I précédente). Les mouches ont été placées en chambre humide d'une façon continue à 25-27° C., et nourries, la première très abondamment, la seconde très peu. Les résultats obtenus diffèrent complètement comme on va le voir.

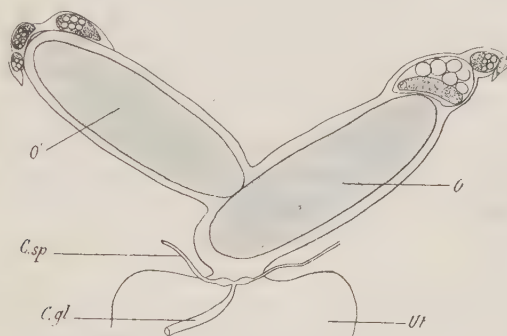


Fig. 98. — Etat des ovaires onze jours après la ponte, chez une glossine soumise à l'action continue de l'air saturé, à 25 — 27° C. Cette figure représenterait également l'état des ovaires chez une femelle vierge, un mois après son éclosion. $\times 24$.

O, O', les deux œufs mûrs ; O, l'œuf le plus ancien est demeuré dans l'ovaire, et entrave la descente de O'.

Expérience I. — Une *Gl. palpalis*, qui a déjà fourni au laboratoire deux pontes régulières de 11 jours à 25-27° C. pour 75 0/0 environ d'humidité atmosphérique, est placée le 13 février, aussitôt après sa ponte, en *chambre humide*, d'une façon continue, à la même température. Elle se gorge les 13, 15, 18, 21, 22 février ; mort sans cause apparente le 24, 11 jours après le début de l'expérience. Aucune larve n'a été pondue.

Expérience II. — Une glossine qui a subi pendant 8 jours l'action ménagée de

l'étuve à 30° C., est placée aussitôt après sa ponte accélérée le 23 février à 25-27° C. en chambre humide. Elle n'est nourrie que les 23 et 28 février. Le 3 mars, une première ponte a lieu, *9 jours + 1 heure* après la précédente donnant une larve à terme, mais petite, mal constituée, non viable.

L'expérience est continuée. La mouche nourrie les 3 et 7 mars, expulse le 10 par *avortement* une deuxième larve de 3 mm. 5 à la moitié de sa croissance après *7 jours d'intervalle*. La mouche meurt 5 jours après.

Les résultats de ces deux expériences ne sont contradictoires qu'en apparence. Nous avons déjà insisté antérieurement sur les données de l'expérience I (voir p. 438). L'examen des organes reproducteurs (fig. 98) de la glossine soumise à une alimentation active mais à des conditions d'humidité défavorables, montre que la croissance et la maturation des œufs dans l'ovaire n'ont pas été interrompues; mais la mouche se sentant dans des conditions de vie précaires, a prévenu elle-même le retour de la gestation qui l'aurait épuisée, en retenant son œuf prêt à descendre dans l'utérus. L'ovaire droit et l'ovaire gauche sont distendus l'un et l'autre par un œuf volumineux, mais l'utérus est demeuré vide.

La glossine de l'expérience II au contraire, qui a subi antérieurement l'action d'une température très favorable et d'une nutrition intense a pu trouver les ressources nécessaires à une gestation normale, grâce à ses excellentes conditions physiologiques initiales. La gestation suivante s'est trouvée interrompue parce que la mouche ne pouvait plus suffire à la nutrition de sa larve qui l'épuisait, s'en est débarrassée par avortement. Jamais, dans toute la série de nos élevages, nous n'avons constaté un seul cas d'avortement spontané chez des mouches soumises à des conditions normales. Le phénomène est donc bien dû ici à un état physiologique défectueux de la glossine mère. On voit ainsi que l'action favorable *passée* de la température ménagée de 30° a pu continuer à se faire sentir sur le fonctionnement de l'appareil reproducteur de la glossine, de manière à compenser les influences hygrométriques défavorables *actuelles*, pendant un temps *plus long*, que celui pendant lequel on l'a fait agir.

b) Conditions physiques de la reproduction des femelles

L'exposé des quelques expériences qui précèdent, suffit à montrer que les glossines femelles sont excessivement sensibles à des changements légers dans leurs conditions de milieu. Des variations de faible intensité dans la température ou dans l'humidité atmosphérique entraînent une perturbation radicale dans le mécanisme de la ponte. Nous en résumerons ici les principales conclusions expérimentales.

L'action *alternative* de la température de 30° C. le jour, la température nocturne de 25-27° C., qui correspond à une *moyenne journalière* de 28° C., est *accéléra-*

rice de la ponte ; et son influence favorable peut s'étendre aux gestations ultérieures pendant un temps au moins aussi long que sa durée réelle d'action.

L'action ménagée alternante, dans les mêmes conditions, de la température de 33-35° C., correspondant à une *moyenne journalière* de 30° C. est radicalement *inhibitrice*, son action entravant complètement la croissance des œufs.

La saturation hygrométrique constante de l'air, exerce aussi une influence *inhibitrice* sur la ponte : la mouche *suspend elle-même sa gestation* en retenant l'œuf mûr dans l'ovaire, ou en évacuant prématurément sa larve.

L'influence *inhibitrice* peut être compensée pendant un certain temps par l'action *antérieure* de la température *accélératrice*.

On peut donc conclure de ces données que l'*optimum* thermique pour la reproduction de *Gl. palpalis* est voisin de 28° C. C'est aussi la *moyenne limite*, au-dessus de laquelle s'arrête l'activité génitale comme aussi celle de la nutrition générale de l'insecte. La mouche doit donc rechercher à *deux degrés près*, dans la nature, des conditions de température voisines de cette limite, et celles-ci ne pourront être atteintes que dans l'épaisseur des fourrés verdoyants où règne une ombre constante. Pour cette raison encore, la localisation de la mouche dans les zones boisées très touffues, apparaît donc comme *déterminée d'une façon nécessaire par les particularités physiologiques* de l'insecte.

Déterminisme de la « séparation des sexes ». — Puisqu'un degré hygrométrique trop élevé, est nuisible à la gestation, on peut penser que les femelles doivent choisir par un tactisme spécial, les points du gîte où l'humidité atmosphérique est moindre. Ainsi paraît s'expliquer la présence presque exclusive des mâles dans le voisinage le plus immédiat des nappes d'eau ; cette intéressante *séparation des sexes* au sein des gîtes, observée si nettement au Cameroun par ZUPITZA, et que nous avons également constatée au Congo, ne saurait relever d'une autre cause. L'auteur allemand notant que les glossines femelles ne se rencontrent pas en compagnie des mâles aux « places de repos » où ceux-ci folâtraient ou s'ébattaient au soleil sans chercher à piquer, en attribue la cause aux occupations nombreuses imposées aux femelles par le souci de leur progéniture. Tandis que les mâles après l'accouplement mènent une vie oisive, les femelles doivent s'inquiéter de chercher au sein du gîte, un lieu de ponte favorable où leurs pupes seront à l'abri des intempéries et des attaques possibles d'ennemis prédateurs. Aussi n'ont-elles jamais les loisirs nécessaires pour aller, en compagnie des mâles, se reposer aux endroits qui leur plaisent. Il nous paraît plus logique de penser que la raison même de ces différences de localisation dans les gîtes, tient à une différence essentielle dans le métabolisme des deux sexes. Les mâles dont l'avidité nutritive est plus grande, et qui d'autre part, n'ont point à constituer de réserves, peuvent affectionner les endroits plus humides où leur activité de nutrition se trouve ralentie ; nous avons fait remarquer en effet que les mâles capturés au voisinage immédiat de l'eau *ne cherchent pas à piquer*. Les femelles au contraire doivent éviter avec soin toutes les causes capables de diminuer leurs besoins nutritifs et par suite leur activité vitale, causes qui entraîneraient une diminution ou un arrêt dans la production des larves ; elles fuiront donc nécessairement l'humidité trop intense.

En résumé, d'après les observations faites au laboratoire de Brazzaville, on peut

dire que la reproduction de la *G. palpalis*, exige une moyenne de température de 25-28° C.; la limite minima nécessaire au fonctionnement de l'appareil femelle, n'a pas pu être déterminée expérimentalement; mais il y a lieu de penser, étant donné le ralentissement considérable de l'activité nutritive au-dessous de 25° C., qu'elle est voisine de ce chiffre. Nous avons vu cependant que la ponte est encore possible, à Brazzaville, pendant les mois de saison sèche où la moyenne thermique n'excède pas 22°-23°; mais il faut tenir compte, ici, des minima nocturnes qui déterminent cette moyenne prise d'après les températures extrêmes, alors qu'en réalité, pendant la majeure partie de la journée la température se relève facilement et dépasse même 25° C. L'abaissement de la moyenne est surtout dû à des écarts plus grands entre les maxima et minima; mais il suffit de quelques heures d'une température favorable, chaque jour, pour rendre encore possibles la nutrition et la reproduction de l'insecte qui seront ralenties, mais non pas entravées d'une manière définitive.

La larve

1. Morphologie externe

La morphologie externe des larves de glossines n'a été définie que d'une façon très sommaire par les divers auteurs. Au sortir de l'utérus maternel, lorsqu'elle a achevé sa croissance et s'apprête à se nymphoser, la larve de la *Gl. palpalis* (pl. II, fig. 1), se présente sous l'aspect d'un ver cylindrique de 7 à 8 mm. de longueur, d'une coloration générale d'un blanc légèrement jaunâtre, sur lequel tranche la partie postérieure qui supporte deux protubérances arrondies terminales, d'un noir franc. Très mobile, cette larve présente la curieuse propriété de déformer constamment son

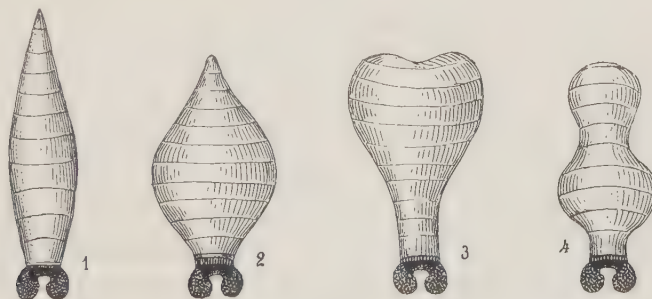


Fig. 99. — Aspects successifs offerts par une larve de glossine, pendant la reptation.

corps, sous l'influence de contractions, de pincements brusques qui se déplacent suivant la longueur comme des ondes, et, sous la pression des liquides internes, peuvent gonfler tout d'un coup la région antérieure et la faire agir comme un bétail (fig. 99). C'est grâce à ces mouvements tout à fait particuliers, joints à une plasticité très grande, qu'elle parvient non seulement à pénétrer rapidement à l'intérieur du sol malgré les obstacles, mais aussi à s'insinuer, à travers des orifices très étroits, dans les moindres

dres anfractuosités de son substratum. Ce mode de progression distingue absolument la larve des glossines des autres larves de Diptères. Ses dimensions moyennes sont, en longueur, de 7 mm. à 7 mm. $\frac{1}{3}$; en largeur, suivant la contraction, de 2 mm. 8 à 3 mm. 5.

Y compris la région pseudo-céphalique et les callosités caudales, le nombre des segments apparents est de treize. Le douzième segment ou segment anal est à peine distinct en dessus, où il se limite à une mince bande, pincée entre la bordure chitinisée du treizième et le bord postérieur du onzième; ventralement, il est beaucoup plus apparent et présente sur la ligne médiane, mais vers la partie marginale postérieure du segment, une petite dépression punctiforme à peine visible, dont les bords sont noircis et chitinisés, et qui représente la trace de l'anūs (fig. 100 *An*). Cet orifice, qui occupe la même position et se trouve aussi réduit que chez les larves des Diptères Pupipares, a été méconnu par STUHLMANN, le seul auteur qui ait étudié avec quelques détails l'organisation des larves de glossines.

La région céphalique, chez les larves en extension, s'atténue d'une façon sensible à partir du quatrième segment. La tête, comme chez toutes les larves du type *Acéphalé* des diptères, est excessivement peu apparente. Elle est dissimulée vers le centre du deuxième segment, difficile à définir, mais on la reconnaît cependant comme partagée en deux lobes par un léger sillon antérieur et ventral, chacun de ces lobes donnant naissance vers l'extérieur à un petit appendice uniarticulé, en forme de tigelle courte et grêle, tronquée carrément, rigide et chitinisée, d'un brun noirâtre.

L'aspect du pseudo-céphale des larves de glossines âgées est donc très comparable à celui des larves de *Thrixion* étudiées par PANTEL (1898, 1909). C'est une réduction encore plus grande de la disposition qu'on rencontre habituellement chez les larves *acéphalées* des Muscides. Lorsque la larve est jeune, la tête, comme on le verra, est beaucoup plus saillante, et sa conformation extérieure est plus aisément perceptible.

Région postérieure. Protubérances caudales. — La région caudale offre une disposition morphologique très intéressante à étudier, car elle est absolument caractéristique des larves de glossines. Le dernier segment *apparent* du corps, le segment post-anal, est entièrement durci et chitinisé et d'une teinte uniformément noir terne. Son bord antérieur, présente sur tout son pourtour une ornementation caractéristique de petites stries longitudinales parallèles (pl. II, fig. 1). Postérieurement, il se prolonge par une paire de protubérances arrondies (*Pr*), que nous appellerons les protubérances caudales, et dont la forme et la disposition ont déjà été décrites par différents auteurs. Toute leur surface externe est recouverte de petites aspérités arrondies qui leur donnent un aspect chagriné. Ces protubérances sont situées en regard l'une de l'autre, de part et d'autre de l'axe longitudinal du corps, et sont séparées par une échancrure demi-circulaire assez profonde d'un noir de jais (*c*). De profil, leur contour est assez régulièrement arrondi, mais présente à considérer deux légères dépressions linéaires parallèles, qui s'étendent horizontalement jusqu'à la face postérieure et la partagent, ainsi que la face externe, en trois lobes superposés dorso-ventralement et sensiblement de mêmes dimensions (fig. 100, *S*). Ces sillons externes ont un grand intérêt morphologique, comme on le verra plus loin, car ils représentent en somme la trace d'orifices stigmatiques complètement obturés et déformés. Leur face interne est fortement

excavée et comme enfoncée ; vers le milieu de cette zone déprimée s'observe, difficilement, une légère élevation, au sommet de laquelle s'ouvre l'unique orifice stigmatique, circulaire et de dimensions très réduites (fig. 100).

La surface postérieure du segment postanal est elle-même déprimée en forme de cuvette assez profonde, dont l'accès est, en grande partie, gardé par les protubérances qui la surplombent (fig. 100, C).

Ces protubérances caudales sont caractéristiques des larves de glossines. Chez la plupart des Diptères Pupipares (*Melophagus*, *Lipoptena*, *Hippobosca*), rien n'en indique la trace, sauf un noircissement précoce de la région postérieure ; parfois, cependant, comme chez les *Ornithomyia*, on trouve, tout au moins chez la pupe, deux callosités postérieures chagrinées, réniformes, entre lesquelles s'ouvre un orifice circulaire, et qui sont manifestement une ébauche, ou une réduction, du curieux appareil stigmatifère caudal des larves de glossines.

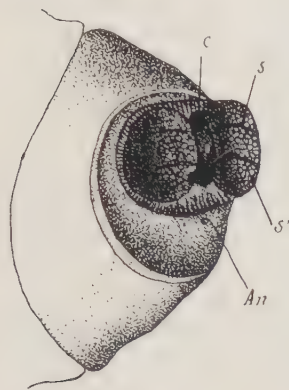


Fig. 100. — Région postérieure d'une larve, vue de trois quarts

S, S', sillons externes des protubérances ; An, trace de l'anus ; C, dépression occupant la face postérieure ; on aperçoit au fond à droite l'un des orifices stigmatiques.

Modifications des segments terminaux chez les jeunes larves. — Chez les jeunes larves, étudiées à différents stades de leur vie intra-utérine, on trouve dans l'organisation générale des deux extrémités céphalique et caudale, des différences morphologiques importantes avec celle que nous venons d'examiner chez la larve âgée, telle qu'elle est émise au dehors.

Tête. — La tête, qui est à peine distincte chez une larve qui a achevé sa croissance, est d'autant plus développée en apparence et plus saillante que la larve est à un stade plus jeune. Elle offre alors l'aspect habituel du segment céphalique bilobé des larves de Muscides. De profil vaguement triangulaire, chacun de ces lobes se prolonge supérieurement par un très court

appendice inarticulé dirigé vers le haut (pl. II, fig. 4, P), qui correspond manifestement au palpe, d'ordinaire biarticulé, des larves de mouches (BRAUER, 1883).

Au fond du sillon séparant les deux lobes, du côté dorsal, s'ouvre un orifice en fente triangulaire complètement inerme, la *bouche*, limitée par une étroite lèvre en forme de languette (pl. II, fig. 4, O). *L'orifice buccal est donc chez les larves de glossines non point ventral, mais antéro-dorsal.* Cette disposition intéressante a sa raison d'être dans la position même de l'orifice des glandes nourricières, qui débouche dorsalement dans l'utérus, juste au niveau de la bouche de la larve. Celle-ci n'a qu'un léger relèvement de la tête à fournir, pour appliquer son orifice buccal contre la papille où vient sourdre la sécrétion.

Evolution de la région stigmatifère pendant la vie intra-utérine. — La disposition offerte par le segment post-anal et ses callosités est plus intéressante encore à considérer chez les jeunes larves, et AUSTEN (1904) a déjà légèrement attiré l'attention sur les variations importantes que subissent ces parties avec l'âge et les stades d'évolution larvaires. Il a constaté que, dans un premier stade où la dimension des larves est infé-

rière à 3 mm., les protubérances caudales sont molles, de couleur blanche comme le reste du corps et séparées par un espace relativement large. Dans un deuxième stade, où les larves atteignent 3 mm. à 3 mm. 1/3, cet espace intermédiaire se réduit beaucoup, devient même plus étroit que chez la larve en fin de croissance et les protubérances commencent à noircir. Enfin, à partir de 3 mm. 1/3, la disposition définitive se trouve réalisée.

Les choses se passent cependant d'une façon un peu plus compliquée que n'a pu le définir l'auteur anglais.

Chez une jeune larve de *Gl. tachinoïdes*, prise directement dans l'œuf au moment de l'éclosion, nous n'avons trouvé nulle trace de protubérance (fig. 101). Le segment stigmatifère est simplement arrondi à sa partie postérieure où cependant, par transparence, on peut noter des traces d'épaississements hypodermiques. Les deux gros troncs trachéens longitudinaux s'ouvrent vers le milieu de cette surface convexe, de part et d'autre de la ligne médiane dorso-ventrale, par un assez gros orifice stigmatique dont la périphérie est légèrement chitinisée. Nous n'avons pu étudier chez la *palpalis* de stade aussi jeune, ni celui qui correspond à la période très courte qui s'étend de l'éclosion de l'œuf à la première mue. On peut penser qu'à ce stade les protubérances ne sont pas encore différenciées d'une manière apparente.

Chez une larve de *palpalis* de 2 mm. (pl. II, fig. 3) trouvée dans l'utérus à côté du chorion vide de l'œuf, au moment même de la première mue, dont les restes (*ex*) adhéraient encore à la partie céphalique, on observe une indication déjà très marquée des protubérances, sous la forme de deux calottes entièrement lisses et arrondies, occupant environ le 1/6 de la longueur totale du corps et relevées du côté dorsal. Toutefois, la cavité interprotubérantielle n'existe pas, ou n'est encore indiquée, à cet âge, que par un léger sillon vertical assez large mais peu profond, séparant les deux protubérances surtout à la face postérieure, où viennent s'ouvrir deux orifices stigmatiques largement ouverts et sans périthrème. Les protubérances font à peine saillie de part et d'autre de ce sillon, de telle sorte que les orifices peuvent être considérés comme superficiels. En somme, la principale différence perceptible, entre ce stade et le précédent, tient surtout à l'allongement notable du segment post-anal, dont les bords latéraux s'arrondissent et se renflent légèrement.

A un stade plus âgé, quand la larve mesure 3 mm. de longueur, l'aspect général est peu différent du précédent; les protubérances, toujours molles et blanchâtres comme le reste du corps, et dépourvues de toute chagrination, s'accusent seulement davantage (pl. II, fig. 5).

Le sillon interprotubérantiel paraît plus rétréci en largeur, mais il est toujours superficiel; il se prolonge nettement sur la face dorsale jusque vers la base des protubérances, marquant leur zone de séparation future; mais ces organes se trouvent

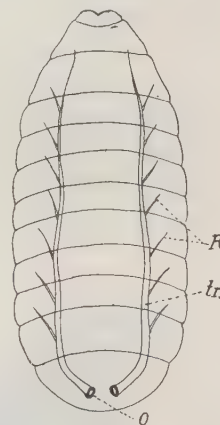


Fig. 101. — Jeune larve de *Gl. tachinoïdes* avant la sortie de l'œuf $\times 34$.

Examen par compression : O., orifices respiratoires; tr., troncs trachéens principaux; R., leurs ramifications.

toujours unis l'un à l'autre : l'espace intermédiaire est occupé par une bande de remplissage *Ch*.

Les larves de 4 mm. 5 ont des protubérances très fortes et très saillantes (pl. II, fig. 6), offrant l'aspect de deux fortes vésicules régulièrement arrondies, sur le bord externe et postérieur desquelles se distinguent nettement les deux sillons transversaux déjà signalés chez les larves âgées (*S*, *S'*). L'excavation séparant les protubérances n'apparaît encore qu'à demi. Elles sont toujours rattachées l'une à l'autre du côté interne par une zone médiane légèrement déprimée et transparente, où s'ouvrent postérieurement les deux orifices des stigmates (*O*, *St*) qui sont béants et sans aucun appareil d'occlusion.

L'individualisation complète des protubérances du côté interne ne se fait que chez les larves qui ont fortement dépassé cette taille, après la seconde mue. Alors la disposition définitive apparaît tout d'un coup. Une profonde échancrure se creuse entre les deux ballonnets sub-sphériques du stade précédent ; les orifices stigmatiques se dissimulent à la face interne déprimée des protubérances, perdant leur position superficielle et leur gros diamètre, tandis que les sillons externes et postérieurs séparent plus profondément encore, les trois lobes de chaque protubérance. Les tubercules arrondis apparaissent sur la périphérie de ces organes, puis la chitination épaisse et le brunissement de l'ensemble ne tardent pas à se produire.

On peut donc distinguer, au point de vue de la morphologie *externe*, trois stades dans l'évolution de cet appareil qui est en somme destiné à la protection des stigmates et qui évolue avec eux :

Un stade *initial* très bref, qui s'étend de l'œuf à la première mue larvaire, où les stigmates affleurent par deux assez gros orifices sur la face postérieure non différenciée du dernier segment ;

Un stade *intermédiaire*, qui dure pendant la majeure partie de la vie larvaire, où les protubérances apparaissent et semblent grandir surtout sur leur surface externe, mais sans se séparer du côté interne, les orifices stigmatiques continuant à s'ouvrir largement et superficiellement au niveau d'un mince sillon intermédiaire.

Un stade *définitif*, où, à la suite d'une mue, la disposition définitive est réalisée par un creusement brusque de la région stigmatifère et la séparation tranchée des protubérances du côté interne.

Cette disposition a pour effet de déterminer la formation d'une sorte de chambre à air favorable à des échanges gazeux actifs et d'empêcher l'obstruction des stigmates par une adhérence trop intime de ceux-ci aux parois de l'utérus.

II. Anatomie microscopique de la région stigmatifère

Pour comprendre la véritable signification de cette intéressante région stigmatifère et sa structure réelle aux différents stades, il faut avoir recours à des coupes chez les larves jeunes.

On reconnaît alors, que les protubérances ne sont que de simples replis de la paroi hypodermique du corps, en forme de vésicules creuses, dont les cellules deviennent plus hautes et plus épaisses (fig. 102 et 103, et pl. III, fig. 13 et 14). Aucun muscle émané de la couche longitudinale tégumentaire ne pénètre dans la cavité interne de ces replis (fig. 103, *Mus*); mais l'épithélium chitinogène forme en s'invaginant en deux endroits symétriques de la lame externe, deux lames saillantes particulières et sur la signification morphologique desquelles nous reviendrons tout à l'heure.

Si, avec PANTEL (1909), on demande l'individualisation des segments des larves de Muscides, à la musculature tégumentaire longitudinale, beaucoup plutôt qu'aux rides ou aux plis apparents à l'extérieur, on voit qu'on ne saurait accepter comme unité morphologique cette région des protubérances, puisque la musculature du segment anal, en reste complètement indépendante. Dans ces conditions, le chiffre réel des segments de la larve des glossines, est de 12 en comptant la tête.

Ces replis hypodermiques, chez des larves de 3 à 4 mm. qui n'ont pas encore dépassé le stade que nous avons appelé le *stade intermédiaire*, ont absolument la forme caractéristique des protubérances, au *stade définitif*. Leur face interne et assez fortement déprimée (fig. 102) ce qui leur donne en coupes transversales un aspect réni-forme (fig. 14, pl. II). A leur base, la paroi hypodermique qui demeure peu épaisse, forme en se creusant assez profondément, une sorte de cuvette ou de crypte qui correspond à celle de la face postérieure du segment post-anal chez les larves âgées (fig. 102, *H*).

La seule différence tient, ici, à ce que la couche chitineuse sécrétée par l'épithélium chitinogène, qui continue à adhérer assez étroitement, suivant leur face externe et postérieure, au revêtement cellulaire des protubérances, s'en sépare du côté interne et n'épouse plus les contours de la paroi hypodermique (fig. 102 et 103 *Ch*). L'espace interprotubérantiel, comme la crypte qui occupe la région postérieure du corps, se trouvent alors masqués par ce décollement de la couche chitineuse, qui s'étend seule entre les deux protubérances, formant cette zone d'union à peine déprimée de la face postérieure où viennent s'ouvrir les deux volumineux orifices des stigmates (fig. 102 et 103 *O*). L'espace compris entre ce revêtement chitineux superficiel et le fond de la crypte

hypodermique qui limite réellement la paroi du corps à la base des protubérances, n'est pas libre. Il est en partie rempli par une sécrétion probablement de nature chitineuse, mais très peu dense, de structure légèrement fibreuse, qui se colore assez fortement par l'éosine. Cette substance établit le contact entre la cuticule périphérique et la couche hypodermique sécrétante (fig. 102 et 103 *M*). Quant aux orifices stigmatiques, qui sont, comme nous l'avons vu, constamment béants, par suite de l'absence complète de tout appareil d'occlusion sur leurs bords, ils se continuent obliquement à l'intérieur de cette cavité chitineuse par un tronc spiralé (fig. 102 et 103 *C sp.*) également

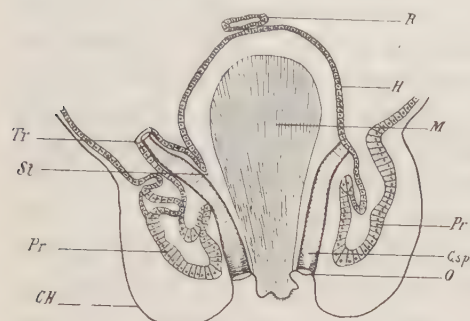


Fig. 102. — Coupe horizontale de la région des protubérances au niveau des orifices respiratoires.

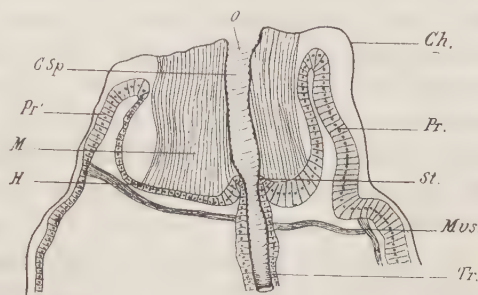


Fig. 103. — Coupe sagittale de la région postérieure d'une larve, passant par l'un des orifices respiratoires. (La coupe est vue verticalement, la partie postérieure en haut).

Pr, Pr', hypoderme des protubérances ; H, paroi hypodermique de la face postérieure du dernier segment, déprimée en forme de cuvette ; R, rectum ; CH., cuticule chitineuse, détachée de l'hypoderme le long de la surface externe des protubérances, sous l'influence des réactifs fixateurs ; M, masse chitineuse remplissant l'espace compris entre la cuticule périphérique et le fond de l'invagination hypodermique ; C sp., conduit spiralé chitineux, produit par l'étirement du revêtement hypodermique des troncs trachéens, Tr. ; St., point de pénétration du conduit chitineux à travers la paroi hypodermique, où il se continue par le canal spiralé du tronc trachéen ; O, orifice respiratoire temporaire, superficiel ; le stigmate définitif sera situé en St ; Mus, couche musculaire sous-hypodermique de la paroi du corps. — Larve de 3 mm. $\times 45$.

dépourvu de toute trace de revêtement cellulaire, jusqu'au feuillet interne des replis protubérantiels où il pénètre alors réellement à travers la paroi du corps, vers la région moyenne des protubérances (fig. 102 et 103 *St*). Ce tronc spiralé chitineux est manifestement formé par l'étirement, à l'extérieur du corps, du tube spiralé de la base des troncs trachéens principaux. La poussée produite par le développement des plissements hypodermiques, a entraîné le décollement de la couche chitineuse du revêtement général du corps et en même temps celle de la partie initiale de l'appareil respiratoire, les deux formations chitineuses étant en continuité immédiate au niveau des orifices stigmatiques.

Il s'ensuit donc, que les véritables stigmates sont, en réalité, situés même à ce stade, à la face interne du feuillet hypodermique des protubérances, à la place normale qu'ils occuperont au stade définitif. Il suffit, en effet, pour que la disposition définitive se trouve réalisée, que la nouvelle couche chitineuse sécrétée par l'hypoderme du dernier segment du corps de la larve, en épouse fidèlement les contours. Cet état de choses n'a lieu que lorsque la forme des protubérances ne se modifie plus, c'est-à-dire lorsque la

larve va bientôt terminer sa croissance. Une mue se produit alors, la deuxième mue larvaire, dont on retrouve les traces dans l'utérus après la sortie de la larve, qui débarrassera celle-ci de son revêtement chitineux mince et extensible, en faisant disparaître avec lui les orifices béants superficiels des troncs respiratoires. La nouvelle cuticule, qui est infiniment plus petite que l'ancienne, épouse cette fois fidèlement les contours de l'hypoderme des protubérances, en moule exactement toutes les dépressions, et les orifices stigmatiques se trouvent, alors, définitivement reportés à l'intérieur de la crypte constituée par la face excavée des protubérances. Lorsque cette disposition est réalisée, ne reste plus à apparaître, pour compléter la morphologie de la larve telle qu'elle se présentera au sortir de l'utérus, que le noircissement et le durcissement de tout l'ensemble des protubérances. Ce phénomène, qui est la première manifestation chez la larve encore mobile, de la formation de la coque pupale, ne tardera pas d'ailleurs à se produire. Il est sans doute presque immédiat, car nous n'avons jamais rencontré, dans l'utérus, de larves chez lesquelles la morphologie définitive était réalisée, qui n'aient déjà offert au moins un léger degré de brunissement de la région caudale.

En somme, on peut dire que les protubérances des larves de Glossines, sont des appareils de protection des orifices respiratoires, de nature strictement hypodermique, qui s'annoncent très tôt dans le cours de la vie larvaire, mais qui ne s'individualisent à l'extérieur d'une façon complète que tardivement, masqués qu'ils sont par le décollement de la cuticule chitineuse entraînée par leur croissance.

Relations entre les mues et la respiration larvaire. — D'après ce que nous venons de voir, il est manifeste que les phénomènes de la mue, chez les larves de Glossines, ne sauraient reconnaître pour raison biologique initiale, la croissance. Non seulement la première mue se produit, lorsque la larve n'offre encore que des dimensions à peine supérieures à celles de l'œuf, mais la seconde n'apparaît que lorsque la taille définitive est presque réalisée, tout au moins lorsque la plus grande croissance est terminée. Pendant la majeure partie de la vie intra-utérine, la cuticule qui est très mince, accompagne le développement progressif du corps et des protubérances, s'allonge avec eux, tandis que la taille de la larve augmente de plus du double, étirée et distendue par places ; on ne peut donc admettre une relation quelconque, entre la croissance et la chute de la cuticule larvaire. Nous sommes ainsi ramenés, avec les larves de Glossines, aux observations de LOWNE (1890) sur la larve de la mouche à viande, et surtout de PANTEL (1898) sur celle de *Thrixion* qui concluent dans le même sens. Pour ce dernier auteur, c'est la nécessité d'apparition d'organes nouveaux qui entraîne la disparition de l'ancien revêtement chitineux. Chez les larves de Glossines cette manière de voir peut aussi se défendre, bien que la structure définitive des protubérances soit annoncée de très bonne heure ; mais il nous semble qu'on peut ici faire intervenir, comme facteurs déterminants *apparents* de la mue, les besoins respiratoires variables auxquels est soumise la larve, au cours de son existence intra-utérine. Lorsqu'elle est encore incluse dans l'œuf, la larve ne manifeste encore que des besoins respiratoires peu développés. Ses stigmates sont superficiels et peu ouverts, probablement non fonctionnels ; mais ce n'est là qu'une disposition temporaire.

Dès son éclosion, la larve va s'accroître d'une façon intense, elle a besoin d'une

respiration active : les stigmates primitifs sont insuffisants, ils vont disparaître avec la première cuticule. Alors apparaîtront des orifices beaucoup plus volumineux, distendus par suite du développement des protubérances. Mais au fur et à mesure qu'elle s'accroît, la région stigmatifère se presse davantage contre les parois de l'utérus, et les orifices à peine protégés par leur situation presque superficielle, vont être de plus en plus gênés dans leur fonctionnement.

C'est alors qu'intervient la mue, qui les abrite comme au fond d'une crypte, tandis que les protubérances écartant la paroi utérine, ménagent à la région postérieure une sorte de chambre à air qui rend plus faciles les échanges gazeux. On peut concevoir aussi que la formation de cet espace aérifère au niveau des protubérances, influence le noircissement et l'épaississement précoces de la chitine du dernier segment, qui favoriseront l'issue rétrograde de la larve au dehors. Sans prétendre chercher une relation déterminante directe entre l'asphyxie intra-utérine et la chute de la cuticule, phénomène qui relève sans doute d'influences actuelles et héréditaires très complexes, il est intéressant de signaler, tout au moins, les relations apparentes qui existent entre les mues et l'évolution de l'appareil protecteur des stigmates, qui traduit lui-même les changements survenus dans les besoins respiratoires.

Rapports des troncs trachéens avec les protubérances

L'organisation générale de l'appareil respiratoire des glossines n'offre aucune particularité saillante à mentionner. Comme chez les Pupipares, le système trachéen est du type métapneustique. La base, seule, de ce système, et ses rapports avec les orifices stigmatiques, offrent des caractères spéciaux, sur lesquels il convient de s'arrêter quelques instants.

Chez la larve de glossine, la paire unique de stigmates, surtout dans le jeune âge où ces organes sont très largement ouverts aussitôt après la première mue, diffère considérablement, par son absence complète de cadre chitineux, du type ordinaire des orifices respiratoires d'insectes. Or, l'observation montre, que le caractère particulier de cette unique paire d'orifices est dû manifestement, ici, à une *hypertrophie compensatrice*, consécutive à la disparition de deux autres paires de stigmates au moins, dont les lèvres ont été obturées et déformées, mais dont on peut nettement retrouver la trace en étudiant la base des deux grosses trachées principales et en pratiquant des coupes dans les protubérances.

On constate, en effet, que la région initiale de chacun des troncs trachéens principaux, vers la base des protubérances, se renfle légèrement en une sorte de chambre qui donne naissance, postérieurement, à deux courtes branches non ramifiées, l'une supérieure, l'autre inférieure. Ces deux diverticules trachéens se dirigent en

arrière, pour aller se rattacher par des tractus cellulaires fragiles, à la partie libre de deux sortes de bourrelets hypodermiques superposés, émanés de la paroi postérieure de la protubérance (pl. III, fig. 13) qui font saillie à l'intérieur de la cavité de cet organe (fig. 14). Les coupes montrent, que ces deux bourrelets sont produits par des invaginations locales de l'hypoderme protubérantiel, qui prennent naissance, l'une vers le tiers supérieur, l'autre vers le tiers inférieur de chaque protubérance, à sa face postérieure, et qui s'étendent horizontalement aussi tout le long de la face externe, marqués à l'extérieur par les deux minces sillons périphériques que nous avons déjà signalés. Ces sillons correspondent donc à la ligne de suture des lèvres de ces replis internes, qui, dans les coupes longitudinales, offrent absolument l'aspect de boutonnières très allongées et closes.

Les rapports constatés entre la base des troncs trachéens et la région postérieure de ces replis, démontrent, que ces accidents de l'hypoderme peuvent être considérés *comme la trace d'anciens stigmates supplémentaires*, qui ont été considérablement étirés par suite de l'accroissement des protubérances, et qui ont cessé d'être fonctionnels. L'orifice respiratoire unique, qui existe à la face interne de chaque protubérance, représente donc seul le stigmate subsistant d'un groupe primitif de trois disposés en triangle, suivant le type ordinaire des Diptères du groupe des *Schizophora* de BECHER, et donc les deux externes ont disparu. On revient donc, en somme, sensiblement à la disposition habituelle, qui est restée conservée, même chez des larves de Pupipares aussi profondément modifiées que celles des Mélophages. Chez ces derniers, en effet, on trouve à la face postérieure du corps, trois stigmates à pérित्रème nettement chitinisés, disposés en triangle de chaque côté d'une crête médiane.

Morphologiquement donc, les protubérances caudales, qui sont si caractéristiques des larves de glossines, sont des appareils de protection des orifices respiratoires, développés aux dépens de la paroi postérieure du segment anal, par des évaginations latérales en ballonnets de l'hypoderme. Les deux orifices stigmatiques les plus externes de chaque côté, distendus et déformés par suite de ce mouvement, se sont trouvés, de plus, oblitérés par la pression des protubérances contre la paroi de l'utérus ; ils ont cessé d'être fonctionnels, sacrifiés pour assurer le fonctionnement compensateur du troisième. Il y a donc là encore, un remarquable trait d'adaptation à la vie intra-utérine, spécial aux larves de glossines et qu'il est intéressant de mettre en évidence.

111. Modifications adaptives de l'appareil digestif larvaire

Pour compléter l'étude des particularités anatomiques offertes par les larves de glossines, en rapport avec les traits caractéristiques de leur mode de vie, il convient d'accorder une attention spéciale, aux modifications adaptatives très importantes qui sont réalisées dans leur appareil digestif.

Le mode d'alimentation de ces larves, par une sécrétion nutritive riche et facilement assimilable, de consistance liquide, déversée constamment à proximité de l'orifice buccal, a déterminé en effet des transformations profondes, d'un type très particulier, dans les différentes parties de l'appareil.

La dissection de l'appareil digestif, à l'état frais, est une opération assez délicate en raison de l'extrême minceur des parois stomacales, qui se rompent au moindre effort, laissant échapper immédiatement la plus grande partie de leur contenu, ce qui gêne considérablement les observations. On peut cependant, à la condition d'anéantir au préalable les contractions musculaires du corps de la larve à l'aide d'une goutte d'eau chloroformée, réussir à mettre en évidence d'une façon satisfaisante, par ce procédé, les principales particularités anatomiques du tube digestif. La dissection des larves dans le liquide de Ripart et Petit ne donne pas d'ailleurs de meilleurs résultats que la dissection dans l'eau physiologique. Mais la fixation à l'eau bouillante, préconisée par PANTEL (1898) pour l'occision des larves de *Thrixion*, nous a facilité dans une certaine mesure les observations. Les coupes, qui sont aisément praticables chez les larves jeunes, avant la deuxième mue, lorsque les téguments sont encore revêtus d'une couche très mince de chitine, ont complété les résultats fournis par la dissection. Les meilleures fixations ont été obtenues par le sublimé à saturation alcoolique, et les liquides de Bouin et de Perenyi pour les larves très jeunes.

Lorsqu'on incise les téguments d'une larve de *Glossina palpalis* dans la région moyenne du corps, on voit aussitôt une masse d'un blanc de lait faire hernie au dehors. Elle correspond à l'intestin moyen, qui, dilaté en une sorte de sac très volumineux, cylindrique, occupe la majeure partie du corps de la larve ; le reste du tube digestif, surtout l'intestin postérieur, est au contraire infiniment plus réduit, mais on peut cependant y distinguer les grandes divisions anatomiques ordinaires.

Il y a lieu d'étudier séparément et successivement ces différentes parties avec quelque détail.

L'intestin antérieur comprend un *pharynx* pourvu d'une sorte de *langue* ou de piston musculaire, et un *œsophage* de calibre plus réduit, qui débouche dans un *proventricule* ovoïde en formant une valvule (fig. 104).

Pharynx. — Le pharynx, dans son tiers antérieur qui est en continuité immédiate avec l'orifice buccal, présente une lumière assez large ($60\ \mu$ chez une larve de 3 mm.) de section circulaire. En arrière, se détache de sa paroi dorsale un repli musculaire particulier, qui s'étend verticalement jusqu'à la paroi ventrale, réduisant considéra-

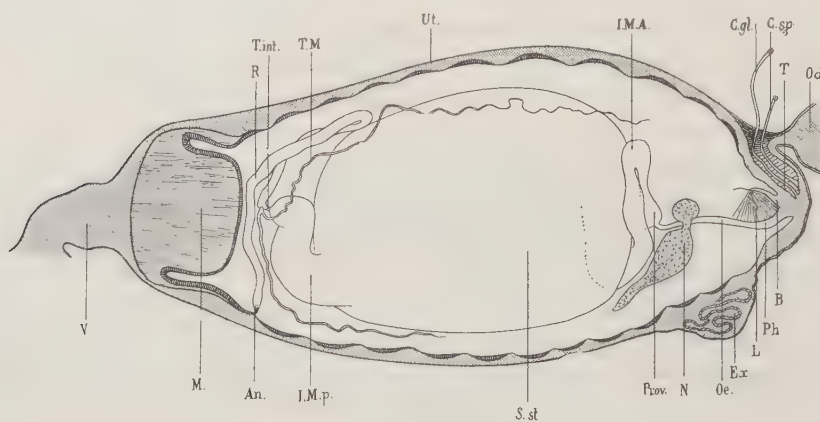


Fig. 104. — Organisation digestive d'une larve de *Gl. palpalis*.

Coupe sagittale médiane d'un utérus gravide, renfermant une larve dans sa position normale. $\times 25$; (Ch. claire); Od., oviducte impair; Ut., paroi de l'utérus; T., expansion dorsale de cette paroi, fonctionnant comme tétine; C. sp., conduit commun des spermatheques; C. gl., conduit excréteur commun des glandes nourricières, qui débouche à l'extrémité de la tétine; Ex., restes de mues; V., vagin; B., orifice buccal de la larve; Ph., pharynx; L., langue; Oe., œsophage; N., masse nerveuse, sus et sous-œsophagienne; Prov., proventricule; I. M. A., partie antérieure tubuleuse de l'intestin moyen; S. st., sac stomacal; I. M. P., partie postérieure tubuleuse de l'intestin moyen; T. M., tubes de Malpighi; T. int. tractus intermédiaire; R., intestin postérieur clos aux deux extrémités; An., trace de l'anus; M., masse chitineuse remplissant l'espace compris entre la cuticule chitineuse, et le fond de la cuvette hypodermique du dernier segment.

blement la cavité pharyngienne qui prend la forme d'un V en coupe transversale. Ce repli est constitué par un épithélium externe cubique, formé par l'invagination de l'épithélium pharyngien et sans caractères particuliers, qui entoure une masse musculaire très dense, formée surtout de fibres longitudinales, avec quelques faisceaux transversaux, s'étendant obliquement de la face dorsale à la face ventrale.

En avant, cette masse musculaire perd tout contact avec la paroi dorsale du pharynx et s'étend librement au centre de la lumière pharyngienne (pl. III, fig. 3 et fig. 104 L), formant une sorte de *langue* conique (L) essentiellement contractile, dans la constitution de laquelle entrent principalement des fibres longitudinales, développées surtout en deux faisceaux latéraux (M). Cette langue mesure chez une larve de 3 mm., 0 mm. 20 de longueur sur une largeur maxima de 0 mm. 12.

Lorsqu'on examine des larves à l'état vivant, on aperçoit continuellement par transparence les contractions rapides de cet organe, qui agit à l'intérieur du pharynx comme un véritable piston pour aspirer le liquide alimentaire. La bouche de la larve étant appliquée contre la papille qui porte l'orifice des glandes nourricières, ces mouvements permettront une véritable *tétée* de la sécrétion. On peut dire que le pharynx est, avant tout, modifié en un organe de succion du liquide maternel. Il n'existe, chez les glossines, aucune armature pharyngienne comparable à celle des larves *acéphalées* de Diptères, et qu'on retrouve même chez les formes endoparasites, constituée typiquement par une paire de tigelles chitineuses développées sur les parties latérales du pharynx et rattachées aux crochets buccaux. Cependant, chez les larves âgées, chez lesquelles se sont produits la chitination épaisse et le noircissement particulier de la région postérieure du corps, la lumière pharyngienne montre occupée par une lame mince de chitine, de couleur noire également, qui épouse la forme de la cavité du pharynx. Cette lame, qui n'est pas visible chez les larves jeunes, est produite par l'épaississement local du revêtement chitineux de la muqueuse pharyngienne. A ce niveau, en effet, deux épithéliums agissent en contact pour renforcer l'épaisseur de la couche chitineuse, celui de la paroi externe de pharynx et celui de l'appareil musculaire interne. Il se produit de la sorte une véritable armature chitineuse qui maintient le calibre du pharynx et fournit aux muscles verticaux une base d'action plus solide.

En se rapprochant de l'œsophage, la gouttière pharyngienne s'ouvre davantage, tandis que ses branches se raccourcissent. Puis, un étranglement se produit à la partie inférieure, qui sépare progressivement le tube œsophagien, de calibre beaucoup plus réduit.

Œsophage. — L'œsophage est un tube rectiligne de 0 mm. 6 de longueur chez une larve de 3 mm.

Dans sa partie initiale, au voisinage du pharynx, il offre une lumière large (40 μ), de section presque circulaire. Mais un peu plus loin apparaissent, suivant trois points symétriques, des zones d'épaississement de l'épithélium, qui donnent à la cavité du tube œsophagien une section triangulaire.

Les parois de l'organe offrent la constitution histologique ordinaire ; mais les cellules de l'épithélium se délimitent difficilement et l'ensemble conserve un caractère embryonnaire, comme d'ailleurs dans presque toute l'étendue du tube digestif ; les noyaux sont petits, nombreux et en plusieurs couches au niveau des trois lignes d'épaississement ; enfin le revêtement musculaire périphérique est très peu développé et mal défini.

Le tube œsophagien présente d'abord un parcours rectiligne et horizontal (fig. 104 *Oe*). Il traverse la masse nerveuse, puis se recourbe dorsalement pour aboutir dans un organe renflé, piriforme, dont le grand axe est dirigé presque verticalement, le *proventricule* (*Prov.*). Cet organe, proportionnellement à l'œsophage, est de longueur moitié moindre (0 mm. 3) ; sa largeur maximum est de 0 mm. 14 à la base.

Proventricule. — Son point de contact avec l'œsophage est marqué par une valvule qui fait fortement saillie à l'intérieur de la cavité du proventricule. L'épithélium de ce dernier organe est différencié en deux régions : en arrière, il est fortement épaissi ;

les cellules sont hautes, à cytoplasme dépourvu de toute vacuole, et leur bord interne est différencié en un mince plateau (pl. III, fig. 4, *Ep.*).

Le revêtement musculaire est loin d'être fortement développé, cependant on reconnaît l'existence de quelques fibres longitudinales internes recouvertes de fibres transversales.

Ces hautes cellules épithéliales diminuent progressivement d'épaisseur vers la partie postérieure de l'organe. Puis, des vacuoles apparaissent au sein du cytoplasme, et l'on passe ainsi d'une manière insensible aux éléments, si caractéristiques par leur vacuolisation intense, de l'*intestin moyen* (pl. III, fig. 4, *E. v.*).

Intestin moyen. — L'intestin moyen (fig. 104) débute au niveau du proventricule, par un tube (*I. M. A.*) de calibre relativement étroit ($40\ \mu$) qui se dirige à gauche et vers le dos, puis, en augmentant progressivement sa largeur, revient à droite en décrivant une boucle, descend verticalement, se recourbe à nouveau vers la gauche, et remontant dorsalement vient déboucher par un large tronc latéral gauche dans le sac stomacal (*S. St.*). Nous désignerons sous ce nom la partie moyenne de l'intestin moyen, qui, perdant brusquement les dimensions, même les plus larges, du tube intestinal antérieur, se dilate démesurément en un vaste boyau cylindrique qui occupe la presque totalité de la cavité du corps en sa partie moyenne. Ce sac stomacal mesure, chez une larve de 3 mm. par exemple, 1 mm. de longueur sur 1 mm. 3 de diamètre.

Postérieurement, cet organe donne naissance, comme antérieurement, en sa partie inférieure mais à droite, à un nouveau tube de gros calibre (*I. M. P.*) qui, après quelques courbures, en s'amincissant progressivement aboutit à l'intestin postérieur, par un étranglement brusque.

Ainsi, l'intestin moyen présente une division très nette en trois parties, dont deux ont conservé un caractère relativement normal de tube intestinal, tandis que la partie moyenne s'est considérablement dilatée. Il n'existe aucune valvule, ni aucune surface de séparation nette entre ces différentes régions. Tout l'ensemble est rempli par une masse nutritive particulière, qui s'échappe au dehors sous la forme d'un liquide d'une blancheur de lait, dès que l'on vient à léser les parois minces qui le renferment. Ce liquide est finement granuleux. Il se dessèche en laissant un dépôt blanc pulvérulent. Au microscope, il se montre formé par une infinité de petits corpuscules plus ou moins réfringents, dont une faible partie seulement se colore en noir par l'acide osmique, qui manifeste leur nature grasseuse. Le reste, qui en constitue la plus grande partie, ne se colore pas; il résiste à l'action de l'alcool absolu, ne se teinte que très faiblement par l'alcool iodé; je le considère comme de nature albuminoïde. Dans les coupes, ce contenu intestinal se colore en rose par l'éosine, et l'aspect de la masse coagulée par les fixateurs, varie suivant qu'on observe sa partie centrale ou ses bords. A la périphérie, au voisinage des cellules intestinales, c'est un plasma très dense, uniformément constitué par des granules arrondis plus ou moins réfringents; au centre la masse peut prendre un aspect vacuolaire et l'on reconnaît alors au sein d'une pâte plus homogène et dépourvue des granulations précédentes, des espaces vides arrondis, qui paraissent avoir été occupés à l'état frais par une substance disparue au cours des manipulations, sans doute des globules gras. Les anses intestinales antérieure et

postérieure, de calibre plus étroit, sont occupées presque exclusivement par la substance granuleuse homogène, toujours moins dense sur les bords et de grain légèrement plus gros. La plus grande partie ne paraît pas modifiée durant la vie larvaire, et les larves se nymphosent avec leur intestin bourré de ce liquide alimentaire non digéré; on voit donc que le tube digestif s'est transformé ici, d'une façon particulière, en un organe d'accumulation de matières de réserve, qui seront utilisées pendant la vie nymphale.

L'origine de cette substance ne paraît pas douteuse. On en trouve des traces dans l'utérus en dehors du corps de la larve, et la lumière étroite des canaux des glandes utérines montre au microscope un contenu granuleux de même nature. Il est manifeste qu'il s'agit là de la sécrétion lactée de ces glandes, dont la larve s'alimente et se gave pendant le cours de la gestation.

La structure des parois de l'intestin moyen est remarquable par l'extrême minceur de la couche musculaire et par l'aspect particulier pris par les cellules de l'épithélium suivant les régions où on les observe.

Dans la portion tubulaire comprise entre le sac stomacal et le proventricule, les éléments de l'épithélium sont des cellules, en général plus hautes que larges, à noyau basilaire, dont le cytoplasme est parsemé de grosses vacuoles¹ et qui font saillie du côté de la partie libre des cellules dans la cavité intestinale (pl. III, fig. 5, *Cv.* et fig. 8). Les dimensions moyennes de ces cellules sont, en hauteur, de 30 à 35 μ , pour 20 à 25 μ de largeur. Elles ne présentent aucune trace de différenciation marginale et ressemblent, sensiblement, aux éléments du tissu adipeux larvaire (pl. III, fig. 9). Le contenu des vacuoles, qui disparaît au cours des manipulations histologiques, nous paraît être, en majeure partie, tout au moins de nature grasseuse. Les réactions caractéristiques de cette substance n'ont pas été faites, mais la disparition complète de la substance, à la suite d'un traitement histologique à l'alcool absolu, plaide déjà beaucoup en faveur de cette manière de voir.

Les hautes cellules bourrées de vacuoles de la région précédente, font place au niveau du sac stomacal et dans toute son étendue, à des éléments aplatis, fortement étirés en largeur, mais dont l'épaisseur moyenne ne dépasse pas 6 μ à l'endroit du noyau, où cette épaisseur est maxima (fig. 5, *C. St.*, fig. 6 et 7). Dans les coupes, ces curieuses cellules ont un aspect fusiforme; elles sont légèrement renflées dans leur partie médiane où se localise le noyau, et vacuolisées dans toute leur étendue. Leur minceur est surtout accentuée dans la partie moyenne de l'organe. De même que le passage se fait d'une manière insensible, entre les éléments à cytoplasme homogène du proventricule et les cellules vacuolisées du tube intestinal de l'intestin moyen, de même on assiste, au point de débouché de ce conduit dans le sac stomacal, à une transformation progressive des éléments de ce dernier organe (pl. III, fig. 5). Sous l'influence de la pression exercée par la masse nutritive sur les parois qui la renferment, les cellules s'aplatissent, jusqu'à devenir laminaires, et l'on peut ainsi se rendre compte, de l'influence profonde exercée par les actions mécaniques sur la morphologie des éléments histologiques.

1. Il s'agit ici, bien entendu, de l'aspect offert sur les coupes. A l'état frais la cavité des vacuoles est remplie par des inclusions liquides, apparemment de nature grasseuse.

Les mêmes transformations se produisent dans la région postérieure, à l'endroit où le sac stomacal se rétrécit brusquement pour reformer le tube de gros calibre qui termine l'intestin moyen : on voit alors réapparaître les hautes cellules à grosses vacuoles, qui sont caractéristiques de l'épithélium de cette partie de l'intestin comme de celui de la région antérieure (fig. 11 et 12 *C. v.*).

En somme, dans toute l'étendue de l'intestin moyen, les cellules de l'épithélium digestif, quelle que soit leur forme extérieure, qui est en rapport avec la pression qu'elles supportent, manifestent des propriétés physiologiques nouvelles, analogues à celles qui sont dévolues aux éléments histologiques du corps adipeux, et qui ont trait à la mise en réserve dans leur cytoplasme, de substances assimilables.

La tunique musculaire est excessivement peu développée dans toute l'étendue de l'intestin moyen. C'est à peine si l'on peut observer, en dehors de la basale de l'épithélium, quelques fibres longitudinales externes, à striation indistincte, longues et minces ($3 \mu 5$) coupées de fibres transversales ou obliques de même aspect, mais d'une minceur plus grande encore ($0 \mu 6$), qui dessinent un réseau à mailles très lâches à la périphérie des cellules vacuolisées de la muqueuse (pl. III, fig. 10, f. fr). Cette disposition rend excessivement fragiles les parois de l'intestin moyen et surtout au niveau du sac stomacal. A la moindre incision des parois du corps, cet organe, qui, comme on le sait, fait immédiatement hernie au dehors sous la pression de la masse alimentaire qu'il renferme, se déchire en même temps et laisse échapper la plus grande partie de son contenu. Aussi la préparation de cette partie du tube digestif est-elle particulièrement difficile. Il y a de fortes raisons de penser que, pendant la nymphose, par un mécanisme quelconque, cette minceur extrême des parois intestinales va permettre à la masse alimentaire accumulée dans l'intestin moyen, de s'extravaser facilement dans la cavité générale.

Les traits saillants les plus fondamentaux de tout l'épithélium de l'intestin moyen sont manifestement sa faible activité digestive et la transformation si particulière de ses cellules en éléments d'accumulation. L'influence des sucs digestifs, paraît nettement se circonscrire à la mince couche périphérique granuleuse que nous avons signalée sur tout le pourtour de la masse nutritive ingérée, où les granules réfringents sont un peu plus volumineux et plus espacés les uns des autres. La majeure partie de l'activité cellulaire est dépensée à l'élaboration des réserves très probablement graisseuses. C'est là une particularité extrêmement importante de l'appareil digestif de la larve.

L'intestin moyen se pince brusquement, dans sa partie terminale, pour se réunir à la portion rectale du tube digestif qui est de calibre beaucoup plus réduit. Si l'on fait une coupe à ce niveau, on reconnaît que la paroi des cellules vacuolisées de l'intestin moyen s'invagine brusquement en un léger repli, qui se transforme bientôt en un petit canal intermédiaire très court (fig. 104, *T. int.*), auquel fait suite le tube rectal dont l'origine est marquée extérieurement par le point de débouché des tubes de Malpighi. Les cellules à grosses vacuoles de l'intestin moyen, perdent progressivement toute vacuolisation pour donner naissance au canal intermédiaire, et prennent alors l'aspect de petites cellules à cytoplasme homogène comprimées latéralement, dont la partie libre, dans les coupes transversales, apparaît légèrement effilée (pl. III, fig. 11, *C. p.*).

Le noyau, également, s'étire du côté interne et présente un contour anguleux. Le fait le plus intéressant à signaler ici, c'est que les cellules s'affrontent par leur face interne, leurs extrémités viennent en contact de manière à obturer la lumière du canal intermédiaire, qui est ainsi transformé, au moins à sa base, en un *tractus cellulaire plein* (pl. III, fig. 12, *T.*) ou à cavité virtuelle, interceptant le passage des matières alimentaires. Ainsi, bien que la continuité anatomique soit conservée entre l'intestin postérieur et l'intestin moyen, il y a indépendance fonctionnelle entre ces deux parties du tube digestif, et l'on doit considérer le sac alimentaire formé par l'intestin moyen des larves de Glossines, comme *clos dans sa partie postérieure* et sans relations avec l'extérieur. Tout autour de ce tractus intermédiaire à lumière virtuelle, les éléments musculaires de la tunique externe (*M*) sont assez fortement développés, et forment un revêtement dont l'importance est beaucoup plus grande que dans le reste du tube digestif; mais ces éléments sont mal différenciés et les cellules qui les constituent conservent un caractère embryonnaire, à tel point qu'il est difficile d'interpréter leur valeur.

Intestin postérieur. — L'*Intestin postérieur* (fig. 104, *R*), affecte la forme d'un tube cylindrique de médiocre diamètre. Partant de l'intestin moyen, il remonte vers le dos du sac stomacal, puis revient en arrière et s'étend ensuite verticalement jusqu'à l'anus, pincé entre les replis de l'intestin moyen et le fond de la cuvette hypodermique formée par la paroi postérieure du corps. Sa lumière est large (0 mm. 4 chez une larve de 3 mm.), sauf en sa partie tout à fait terminale, au voisinage de l'anus où elle devient virtuelle. La continuité anatomique est directe avec l'intestin moyen, au niveau du tractus intermédiaire, mais la communication est impossible entre ces deux parties. La liaison anatomique est également conservée avec l'orifice anal ponctiforme, qui s'aperçoit, comme nous l'avons dit, à la face ventrale du 12^e segment. STUHLMANN chez *Glossina fusca*, n'a point reconnu cette disposition et décrit le tube rectal comme se terminant en cœcum à la partie postérieure du corps et dorsalement. Il y a là, certainement, une erreur d'observation regrettable, car on peut difficilement admettre une telle différence dans les rapports anatomiques fondamentaux, chez deux espèces aussi voisines, alors que la disposition constatée chez la *palpalis* se retrouve exactement semblable chez un type très différent comme le Mélophage.

L'origine de l'intestin postérieur est marquée par le point d'insertion des tubes de Malpighi (*T. M.*), qui sont au nombre d'une paire de chaque côté suivant la règle ordinaire chez les diptères Cyclorrhaphes. La branche postérieure est beaucoup plus courte que l'antérieure. Celle-ci, dans sa portion distale, est d'un calibre plus large qu'à la base et d'une couleur blanc de lait chez les larves âgées, qui tranche sur celle de la partie basilaire de l'organe, qui est presque incolore et apparente. Les deux tubes de chaque paire se réunissent de chaque côté en un canal commun très court, légèrement renflé et globuleux qui se déverse dans l'intestin. Ce canal est libre, et la communication n'est nullement virtuelle, à aucun moment, entre les tubes excréteurs et le rectum.

L'épithélium rectal est indifférencié et offre également un caractère embryonnaire. Ses cellules sont petites, cubiques, revêtues d'une mince couche chitineuse interne, et d'une couche musculaire externe, également mal différenciée. Au niveau du pore anal, les petites cellules de la muqueuse se multiplient en grand nombre, de manière à

obturer la lumière de l'organe. Le rectum est donc *clos* dans sa région initiale comme dans sa partie terminale, il ne communique ni avec l'intestin moyen, ni avec l'extérieur, mais uniquement avec les tubes de MALPIGHI. Comme son calibre, dans la majeure partie de son parcours, est relativement large, et sa lumière complètement libre, il faut concevoir que cet organe est ici *modifié en un organe d'accumulation des produits d'excrétion*. La miction n'est donc pas possible pendant toute la vie larvaire.

En résumé, on voit que l'appareil digestif des larves de Glossines offre des particularités d'organisation tout à fait remarquables ; on peut dire que cet appareil est caractérisé par trois types de modifications principales :

1^o L'absence complète de glandes digestives annexes. Les glandes salivaires en particulier qui sont si remarquablement développées chez l'adulte, font absolument défaut chez la larve ;

2^o Par la transformation du pharynx en un organe de succion tout à fait spécial, et de l'intestin moyen en un réservoir nutritif clos, en un véritable estomac d'accumulation, dont l'épithélium digestif semble avoir acquis lui-même les caractères d'un tissu de réserve ;

3^o Par la réduction de l'intestin postérieur au rôle exclusif d'organe d'accumulation des liquides excrétés par les tubes de MALPIGHI.

Adaptations similaires de l'appareil digestif chez les larves des Pupipares

Chez plusieurs types de larves d'insectes, on trouve réalisée une disposition analogue à celle des larves de Glossines, en ce qui concerne l'indépendance de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. Ainsi, chez un grand nombre d'hyménoptères (Apides, Vespides, Formicides, Ichneumonides), l'intestin moyen constitue un sac clos qui est complètement séparé de l'intestin postérieur, pendant la majeure partie de la vie larvaire ; ultérieurement et à un âge variable, la communication s'effectue par fusion des parois épithéliales, en contact, de ces deux portions primitivement aveugles du tube digestif. Le moment où la communication s'établit, est marqué à l'extérieur par l'émission des excréments qui s'étaient jusqu'alors accumulés dans l'intestin moyen, sans trouver d'issue, et qui vont désormais pouvoir être évacués avant la nymphose.

Chez les larves des fourmilions et chez celles des Hémérobes qui en sont si voisines, il n'existe pas non plus de communications entre l'intestin moyen et le tube rectal, bien qu'ici les connexions anatomiques soient respectées, mais le rectum est obturé à sa base comme chez les larves de Glossines. D'après MEINERT (1889), les tubes de MALPIGHI communiqueraient seuls, chez le Fourmilion, avec la lumière du rectum, et

leur sécrétion modifiée constituerait alors la matière destinée à l'élaboration du cocon de la nymphe. Mais GRACE (1934) a montré que le tube rectal ne se scinde jamais au-dessous du point où les tubes de MEXENTH débouchent, de sorte que l'excrétion même du produit de son organe est impossible et par suite il se accumule passivement à la embouchure du rectum, jusqu'à ce que l'intestin moyen qui est en forme de sac volumineux, contractile chez ces insectes adultes, avec l'intestin postérieur qui constitue au contraire, un tube excessivement grêle et plein dans sa partie initiale.

Chez les *Strepsiptères*, dont les larves sont représentées des *Hyménoptères* et chez et se rapportent aux dépens du corps grêle de l'adulte, van DERKOPPE et VAN DERKOPPE ont fait des observations analogues (HESSEN 1934). Dans tous les cas il faut remarquer que la transformation adaptative du tube digestif en un sac plus postérieurement, paraît tellement en rapport avec un régime alimentaire particulièrement riche, formé d'un liquide facilement assimilable, qui peut être consommé en grande quantité dans l'intestin moyen.

Mais il faut encore recourir au groupe des Diptères Pupipares, pour trouver des détails d'organisation digestive qui soient suffisamment comparables à ceux des larves de Glossine. Les recherches anatomiques de PARR (1932, de HESSEN 1934) sur la larve du *Métophage*, donnent, dans l'ensemble, des particularités d'une similitude complète avec celles que nous venons d'étudier. Nous avons pu nous-même, constater directement les détails rapportés de l'appareil digestif dans les deux types de larves.

Chez le *Métophage* (fig. 103) la larve est également dépourvue de toute trace d'appareil buccal, ou d'armement pharyngien. Le pharynx (*Ph*) est, par contre, muni d'une longue musculature squelettique, L, extrêmement allongée, et comme forme, et comme structure, à celle que nous avons décrite chez la Glossine. Cette langue est assuée également de mouvements de contraction rapide, qui servent, suivant la comparaison de LARZBERG, les pulsations du cœur. Aucune trace de glandes salivaires n'a pu être décelée par nous, du même, et nous n'en avons pas constaté non plus la présence.

L'œsophage est très court et aboutit presque tout de suite à l'énorme sac nutritif de l'intestin moyen (*M. et L.*). Cet organe est beaucoup moins développé encore que chez la larve de Glossine. Tout au contraire se trouve initialement les canaux de l'intestin moyen, qui, chez cette larve, ont conservé plus franchement un caractère intestinal en raison de leur volume plus réduit. Tout cela diffère chez la larve du *Métophage*. L'œsophage débouche directement dans un énorme sac, à parois très épaisses, plus volumineux encore que celui de la Glossine et qui remplit la presque totalité de la cavité générale. Il est en rapport également, au même point, avec un mince rectum rectiligne (*R*), à cavité virtuelle, qui descend verticalement à l'anus dont les dimensions sont aussi très réduites. D'après PARR, il n'existe pas non plus de communications entre le sac stomacal et le rectum.

La substance nutritive ingérée par la larve et qui remplit tout l'intestin moyen, ne

1. Les larves du *Métophage* que nous avons pu avoir à notre disposition pour cette étude, provenaient de l'élevage, par le Dr. van DERKOPPE, de l'Institut de Zoologie de l'université de Groningue. Elles ont pu être obtenues par nous, de même, par l'accueil courtois que nous y avons reçu, de la part de notre oncle, M. Poirier, directeur du laboratoire.

nous a pas paru différer sensiblement dans les deux cas. Chez le Mélophage, il s'agit encore d'une substance d'un blanc de lait, qui montre au microscope une infinité de petits grains réfringents. Une faible partie seulement de ces corpuscules, noircit par l'acide osmique et peut être considérée comme de nature grasseuse. Le reste, se colore fortement à l'état frais par le bleu de méthylène et la fuschine. Dans les coupes, toute la masse subsistante prend une couleur rose assez forte, sous l'influence de l'éosine, et se montre constituée par une agglomération de corps arrondis, de boulettes, qui lui donnent un aspect muriforme différent de celui qu'on observe chez la

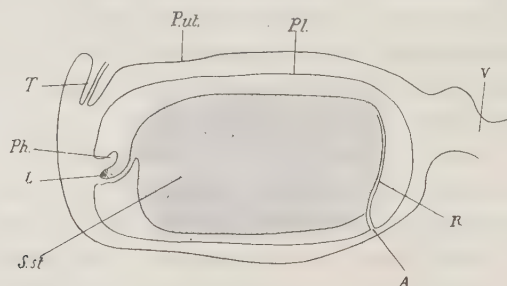


Fig. 405. — Organisation digestive d'une larve de Mélophage, d'après PRATT.

Coupe sagittale d'une larve incluse dans l'utérus : P. ut. paroi utérine ; T, papille où débouchent les glandes nourricières ; V, vagin ; P. l. paroi du corps de la larve ; Ph. cavité pharyngienne ; L, langue musculaire ; S. st. sac stomacal ; R, intestin postérieur ; A, anus.

Glossine. Il ne nous paraît pas douteux, avec la plupart des auteurs, qu'on ait affaire encore ici, à la sécrétion nutritive des glandes utérines absorbée par la larve. Cependant BERLESE (1899) a émis sur l'origine de cette substance une opinion très particulière qu'il est intéressant de discuter, parce qu'elle impliquerait une différence importante dans le processus de viviparité des deux types, sous le rapport du mode de nutrition des larves. D'après cet auteur, la larve de Mélophage s'alimente, non pas du liquide nourricier élaboré par les glandes utérines, mais bien plutôt de l'excès de la masse spermatique et des substances albuminoïdes déposées dans l'utérus par le mâle. Quant aux glandes utérines, leur produit de sécrétion, qui est peu abondant en comparaison de celui des glandes accessoires des testicules, serait surtout destiné à fournir la substance visqueuse qui fixe la pupe aux poils des moutons et l'empêche de tomber à terre. En somme, dans cette manière de voir, ce serait le mâle qui constituerait le principal nourricier de la larve, et les glandes accessoires tubuleuses de l'appareil mâle rempliraient, pour la plus grande part, le rôle dévolu chez les Glossines aux glandes annexes de l'appareil femelle.

La conception originale de l'auteur italien, basée sur des observations démonstratives comme celles de la présence de jeunes larves ou d'embryons dans l'utérus, au sein d'une épaisse masse spermatique qui remplit l'organe dans son entier, ne paraît pas cependant pouvoir être acceptée dans toute sa portée.

On conçoit bien qu'une première larve puisse trouver à s'alimenter en suffisance, aux dépens de la substance mâle, aussitôt après l'accouplement, mais lorsque toute la provision nutritive aura été utilisée par elle, la larve de la gestation suivante ne pour-

rait plus se nourrir sans une nouvelle copulation. Il faudrait alors un accouplement pour chaque œuf, au moment où celui-ci doit commencer son développement; ce fait paraît singulièrement improbable. D'autre part, nous avons vainement recherché des traces de spermatozoïdes à la périphérie du corps des larves de Mélophages incluses dans l'utérus, de même qu'à la face interne des parois de cet organe. Or, comme ces larves sont complètement dénuées de mouvements, il leur serait impossible d'absorber, sans en laisser quelques traces au moins dans leur partie postérieure, tous les éléments mâles de la masse qui remplit l'utérus. On n'en rencontre pas davantage dans le liquide ingéré du sac stomacal, où pourtant ces éléments devraient se maintenir longtemps reconnaissables, puisque BERLESE lui-même, refuse aux parois épithéliales de cet organe, toute fonction digestive. Enfin et surtout, toute trace de provision nutritive est épuisée dans l'utérus, chez des larves qui ont à peine acquis la moitié de leur croissance.

Il nous semble donc difficile d'admettre, sans de nouvelles observations, dans toute son étendue l'hypothèse de cet auteur. Le régime alimentaire intra-utérin de ces larves ne nous semble pas différer de celui des larves de Glossines. Lors de la gestation qui suit l'accouplement, il est possible, il est même probable, que la jeune larve absorbe une quantité considérable de la substance séminale, en excès, qui remplit l'utérus. Le fait doit se produire aussi chez les Glossines (voir page 441). Mais cette quantité même, serait sans doute insuffisante pour permettre la croissance complète de la jeune larve, si le produit des glandes utérines n'entraîne alors en jeu; dans les gestations suivantes peut-être ce liquide s'accumule-t-il dans l'utérus avant l'éclosion de l'œuf, pendant le cours du développement embryonnaire, en diluant sur son passage quelques paquets de spermatozoïdes qui débordent l'entrée des réservoirs séminaux; ainsi serait produite cette masse liquide considérable qui remplit l'utérus au moment de l'éclosion et que BERLESE considère comme produite en majeure partie par les glandes accessoires mâles. Mais l'identité des organes reproducteurs des Mélophages avec ceux des Glossines, où certainement les glandes utérines nourrissent seules la larve pendant toute son existence, l'absorption des spermatozoïdes étant purement fortuite, ne rend pas nécessaire d'admettre l'intervention du mâle d'une manière aussi spéciale dans la nutrition des larves de Mélophages. La seule différence apparente dans le mode de nutrition de ces dernières par rapport à celui des Glossines, tient à ce que la bouche de la larve ne paraît pas en contact immédiat avec la papille utérine où débouchent les glandes nourricières. Les figures de BERLESE et de PRATT (1899) montrent qu'il existe un espace considérable entre la paroi de l'utérus et la tête de la larve; il ne peut donc pas y avoir, au moins dans le début du développement, de *tétée* comparable à celle que nous avons signalée chez la Glossine, ce qui serait d'ailleurs rendu difficile par l'immobilité de la région céphalique des larves de Mélophages.

Le trait biologique qui domine l'histoire de la vie larvaire des Pupipares comme celle des Glossines, c'est la mise en réserve dans l'intestin moyen d'une énorme quantité de matière nutritive, non modifiée par les sucs digestifs d'une façon appréciable, et qui devra être élaborée et rendue assimilable au cours même de la nymphose.

Dans la très grande majorité des larves d'insectes le moment de la transformation

en nymphe est précédé par une phase d'inertie ou d'immobilité plus ou moins longue, au cours de laquelle le tube digestif se débarrasse des matières non encore digérées qu'il renfermait. La larve cesse de s'alimenter et digère complètement tout ce qu'elle possède encore de matériaux nutritifs non assimilés. Cette phase, qui ne dure que quelques jours chez les larves de mouches vulgaires, peut durer près d'un an chez celles des Anthraciens par exemple, qui, d'après les observations bien connues de FABRE, digèrent pendant tout ce temps, ce qu'elles ont absorbé en une semaine à peine.

Chez nos larves à nutrition intra-utérine, rien de semblable ne se produit. La transformation en pupes a lieu *d'une façon accélérée*, sans que le sac stomacal se soit vidé de son contenu dont l'assimilation devra se faire pendant la vie nymphale.

Ce fait paraît lié avant tout à l'insuffisance fonctionnelle du tube digestif, qui ne paraît pas capable de subvenir, seul, à la digestion d'une aussi importante masse nutritive. Nous avons vu en effet que les cellules de l'intestin moyen chez la Glossine, ne présentaient aucun des caractères d'activité habituels des cellules digestives.

Les inclusions qui les remplissent semblent être avant tout de nature grasseuse et l'élément de l'épithélium digestif s'est transformé en élément de réserve, comparable à la cellule du corps adipeux. C'est tout au plus si l'on peut reconnaître, à la périphérie du plasma nutritif ingéré, une zone où l'influence digestive paraît s'être exercée d'une manière assez nette.

Chez la larve du Mélophage, d'après BERLESE, les cellules de l'épithélium digestif ont gardé un caractère embryonnaire, une petitesse extrême et un manque de différenciation absolu ; le tube intestinal n'accomplit, par suite, aucune fonction digestive. Nos observations personnelles nous rangent à cette manière de voir : nous avons constaté l'existence de cellules excessivement comprimées, formant une couche très mince à la périphérie de l'énorme masse nutritive où les traces de digestion ne sont guère perceptibles par les moyens morphologiques. C'est pendant la vie nymphale seulement, que cette réserve peut être élaborée.

On peut donc dire que chez les Diptères à reproduction *pupipare*, au sens large, l'identité de régime alimentaire dans l'utérus, se traduit chez les larves par des modifications anatomiques et physiologiques exactement semblables, de l'appareil digestif.

L'inertie de l'épithélium intestinal paraît être, d'autre part aussi, une conséquence directe de la nature facilement assimilable du liquide alimentaire. La sécrétion lactée qui nourrit les larves, ne nécessite plus de modifications digestives préalables bien importantes ; les matériaux à éliminer sont peu nombreux : aussi les cellules digestives voient-elles leurs fonctions propres passer en second ordre, et l'intestin tout entier amasse la réserve en nature, sans l'élaborer.

Le rôle fondamental de digestion et d'élaboration du liquide alimentaire pendant la nymphose, serait dévolu chez les Pupipares, d'après BERLESE, au corps adipeux.

L'auteur a pu étendre à la larve du Mélophage ses conceptions particulières sur le fonctionnement de ce tissu. Le contenu du sac intestinal s'extravaserait chez la pupes encore blanche sous la forme d'un plasma granuleux qui vient baigner tous les organes et à ce moment les cellules adipeuses se chargeraient de sphérules albuminoïdes, en se transformant en un syncytium dont les éléments divers s'individualisent ultérieurement à nouveau.

Chez la pupe de Glossine le mécanisme des transformations internes du début de la nymphose n'a pu encore être suivi. Mais l'analogie morphologique constatée entre les cellules de la paroi intestinale larvaire et les cellules adipeuses, semblerait, à la rigueur, plaider en faveur de l'idée d'une équivalence fonctionnelle possible de ces éléments histologiques. Les observations de l'auteur italien chez le Mélophage, pourront peut-être se trouver vérifiées, chez les Glossines, par des recherches ultérieures sur ce sujet particulier.

Le Déterminisme biologique de la Pupiparité

Facteurs primaires de Convergence entre les Glossines et les Hippoboscides

Nous nous sommes efforcé, dans les pages qui précèdent, de mettre en parallèle les détails d'organisation anatomique ou de biologie étudiés chez les Glossines, avec ceux de même nature actuellement connus chez les Stomoxes et les Diptères pupipares hématophages.

Les ressemblances, comme on l'a vu, vont à cet égard presque entièrement du côté de ces derniers. Déjà, en ce qui concerne la structure de la trompe et de l'appareil digestif, la manière de s'alimenter, nous avons relevé chez les Glossines des affinités beaucoup plus nettes avec les Hippoboscides qu'avec les Stomoxes. Mais si l'on considère, en particulier, le mode de reproduction, et la structure des organes génitaux dans les deux sexes, chez les Glossines, les Mélophages, les Hippobosques et les Ornithomyes, on trouve, dans l'ensemble, une conformité frappante, aussi bien au point de vue anatomique qu'au point de vue fonctionnel. L'organisation générale de la larve, son mode d'adaptation à la nutrition intra-utérine présentent aussi des caractères absolument spéciaux, uniques dans la série des Diptères. La seule différence apparente dans le processus de *pupiparité* des Glossines, comparé à celui des autres types, consisterait dans la production de larves mobiles, qui peuvent se déplacer pendant quelque temps à l'extérieur du corps de la mère, avant de se nymphoser, tandis que celles des Pupipares typiques sont complètement inertes et apparaissent au jour avec tous les caractères de la pupe, avant son noircissement. Ce n'est là, d'ailleurs, qu'une différence de second ordre, puisque la vie larvaire des Glossines à l'état libre n'excède guère une heure, au maximum, dans les conditions normales, et que la larve est désormais incapable d'absorber aucun aliment. Sa croissance et sa nutrition *totales* ne peuvent se produire que dans l'utérus maternel. Or c'est là le caractère essentiel de

la *pupiparité*, qui est donc biologiquement aussi parfaite chez les Glossines que chez les autres types.

La constatation de ces rapports d'identité est particulièrement intéressante à considérer, si l'on examine la place occupée, dans la série des manifestations diverses de la reproduction vivipare chez les insectes, par le processus spécial de la *pupiparité*.

Si l'on met à part les cas de parthenogénèse (Pucerons) ou de pædogénèse (Miastor) où, fréquemment, par des processus divers, il y a production directe par la femelle, de larves à un état de développement avancé, on voit que, dans le plus grand nombre des cas, la viviparité chez les insectes se réduit à la ponte de larves très jeunes, qui s'accroissent et accomplissent toute leur évolution à l'extérieur du corps. Les œufs, à la suite d'une accélération du développement embryonnaire ou d'un retard dans la ponte, éclosent à l'intérieur du corps de l'insecte, soit dans les ovaires (Coléoptères vivipares, Coccides) soit dans l'utérus (Diptères) et ce sont des jeunes larves qui sont mises au jour, peu de temps après leur éclosion. C'est uniquement chez les Pupipares qu'on trouve réalisé, comme chez les Glossines, un dispositif anatomique qui permet la nutrition et la croissance complète de la larve, à l'intérieur du corps de la mère. Le grand développement des glandes utérines, les modifications si particulières du tube digestif larvaire, sont des traits d'organisation tout à fait spéciaux, en rapport avec une modalité biologique nouvelle de la reproduction vivipare, la nutrition *intra-utérine* du produit, jusqu'à l'achèvement *intégral* de son évolution larvaire.

Que représentent au point de vue des affinités réelles entre ces êtres des conformités aussi remarquables de développement larvaire et de reproduction ?

Nous ne reviendrons pas ici sur la discussion des relations systématique des Glossines, sur la position réelle que doivent occuper ces mouches piquantes dans la classification générale des Diptères, d'après l'examen de leurs caractères morphologiques extérieurs. La plupart des auteurs, WIEDEMANN, MACQUART, BRAUER et BERGENSTAMM, AUSTEN, s'accordent à reconnaître que les Glossines sont étroitement apparentées aux Stomoxydes, malgré quelques caractères de détail, en particulier dans l'organisation du chète antennaire, et dans la nervation des ailes (voir p. 499), qui les spécialisent un peu. Les travaux plus récents de GRÜNBERG (1906), de BEZZI (1907 *a* et *b*), concluent également dans ce sens. Quant à la famille des *Pupipares*, où, depuis LATREILLE, on réunit des formes plus ou moins profondément modifiées par le parasitisme, elle se différencie trop, à première vue, de tous les autres groupes de Diptères Brachycères, pour qu'on soit tenté de la rapprocher de l'un quelconque d'entre eux, et en particulier des Stomoxydes. Cependant cette famille est manifestement hétérogène, et, à ne considérer que les formes hématophages chez lesquelles, seules, la pupiparité a été réellement constatée, comme les Hippoboscides et les Nyctéribides, il est certain que des différences morphologiques importantes séparent profondément ces deux tribus.

On est dès lors amené à se demander, si les similitudes constatées dans le mode de reproduction n'indiquent pas, entre les divers types de Diptères à reproduction pupipare, des affinités plus profondes, que ne peuvent le révéler les caractères extérieurs, lesquels ont dû, en particulier, subir des transformations considérables chez les formes parasites. En d'autres termes, faut-il voir dans les manifestations de la pupiparité, l'indice de rapports phylogénétiques réels, entre les Glossines et les divers types

de Pupipares ; ou bien n'y aura-t-il lieu d'envisager toutes ces similitudes de structure et de fonctionnement de l'appareil reproducteur, et les modifications de même ordre, si frappantes, dans l'appareil digestif des larves, que comme de simples faits de *convergence adaptative*, d'ailleurs d'un très grand intérêt. Le problème qui se pose se ramène à savoir, si, dans l'appréciation des rapports de parenté entre insectes dissemblables à l'état parfait, mais présentant une embryogénie et une reproduction semblables, il convient d'attacher plus d'importance aux ressemblances évolutives qu'aux dissemblances des adultes ; c'est donc l'inverse de la proposition si clairement posée par GIARD (1894), au sujet des phénomènes de divergence évolutive entre animaux semblables, qu'il a réunis sous le terme de *Pæcilogonie*.

Si l'on envisage les particularités adaptatives des larves, le problème ne peut être directement résolu. Les détails d'organisation que nous nous sommes efforcé de mettre en évidence, sont uniques dans la série des Diptères, et semblent témoigner, à cet égard, d'affinités indiscutables entre les Glossines et tout au moins les Hippoboscides. Cependant, nous avons vu que des larves d'insectes divers, présentent une conformation adaptative du tube intestinal, assez voisine ; d'autre part, on sait combien est grande la plasticité des larves, quelles variations d'ordre pæcilogonique elles sont susceptibles d'offrir, chez des types très voisins à l'état adulte, de sorte qu'on ne peut songer à conclure à des rapports phylogénétiques directs, d'après le simple examen de formes larvaires soumises à un régime alimentaire et à un mode de vie très spécial, et qui sont modifiées de la même manière.

Le problème ne peut trouver sa solution que dans une étude comparée des conditions d'apparition de la *viviparité* chez les Diptères divers et des particularités anatomiques de l'appareil qui permettent sa réalisation.

Comme dans tout l'ensemble du règne animal, la reproduction *vivipare* apparaît chez les Diptères d'une façon très irrégulière chez des types très divers, sans qu'on puisse suspecter des rapports plus étroits entre les formes chez lesquelles elle se manifeste. Souvent, dans un même genre, tandis que la plupart des espèces sont ovipares, les autres produisent directement des larves. Ainsi d'après PORTCHINSKI (OSTEN SACKEN 1887) *Dasyphora pratorum* MEIG, *Hylemia strigosa* Fabr. sont vivipares, alors que les autres espèces de ces deux genres pondent des œufs. *Mesembrina meridiana* L. est également vivipare, mais *M. resplendens* Wahlbg. et *M. mystacea* L. ne le sont pas. L. DUFOUR (1851) a découvert la viviparité chez les Oestrides du genre *Cephalemia*, où rien n'aurait permis de la soupçonner. Chez les tachinaires, RÉAUMUR (1734-42) VON SIEBOLD (1837-38), DUFOUR (1851), ont également signalé un grand nombre d'espèces vivipares et récemment TOWNSEND (1908) a fait l'étude du mode de reproduction d'un nombre considérable de ces Diptères, où les uns pondent des œufs tandis que les autres mettent au jour des larves. Il a reconnu d'ailleurs, que dans les cas d'oviparité, les œufs sont pondus à un état de développement excessivement avancé.

La mouche à viande vulgaire, *Calliphora vomitoria* L. est accidentellement vivipare lorsqu'elle est tuée au cours de sa ponte (V. SIEBOLD, ex HOLMGREN, 1904). Nous avons constaté le même fait au Congo, chez *Pycnosoma putorium* Wied. Il y a donc, chez ces Muscides, une accélération du développement embryonnaire très grande. Mais les

observations de PORTCHINSKI, dont on doit la traduction à OSTEN SACKEN (1887), sont particulièrement intéressantes à ce sujet.

D'après cet auteur, *Musca corvina*, mouche coprophage à l'état larvaire, peut présenter deux modes de reproduction très différents. Dans le nord de l'Europe elle produit régulièrement 24 œufs. Au contraire, en Crimée et dans le sud de la Russie, elle donne naissance au moment de la ponte, directement, à une grosse larve qui a accompli son développement dans l'utérus, jusqu'à un stade avancé de son évolution. Il est regrettable que le mode de nutrition de la larve dans la matrice n'ait pas été précisé. Il y a tout lieu de croire qu'il s'effectue grâce au produit de sécrétion des glandes annexes hypertrophiées de l'appareil femelle. Dans tous les cas, on voit ici apparaître d'une façon très remarquable, suivant les influences géographiques, une véritable tendance à la *Pupiparité*, chez une mouche qui, normalement, est ovipare. De même, d'après cet auteur, *Dasyphora pratorum* produirait des larves qui, dans l'utérus maternel, ont déjà atteint leur troisième stade.

Si la *viviparité* se rencontre ainsi tout à fait au hasard, chez des formes plus ou moins éloignées les unes des autres, si surtout une même espèce, peut, suivant les circonstances, donner naissance à des œufs ou bien produire directement une grosse larve qui a été nourrie plus ou moins complètement dans l'intérieur de l'utérus, le problème peut être considéré comme résolu ; la *pupiparité* n'apparaît plus que comme un caractère secondairement acquis, et qui ne révèle en rien des rapports de parenté entre les types où elle existe. Si avec GIARD (1894) on doit interpréter comme un fait très net de *pœcilogonie*, les divergences du mode d'évolution larvaire signalées par PORTCHINSKI chez *Musca corvina*, on verra, inversement, dans l'identité des manifestations de l'activité reproductrice et des modifications anatomiques des larves, chez les Glossines et les Pupipares, un remarquable exemple de *convergence adaptative*, réalisée chez des Diptères qui n'ont entre eux que des affinités sans doute assez lointaines.

Mais nous n'avons envisagé ici que les variations d'ordre cœnogénétique qui peuvent affecter le développement des œufs et des larves à des degrés divers, avant la ponte.

On trouve aussi, en ce qui concerne les particularités essentielles de l'appareil génital femelle, dans la série des formes de Diptères vivipares, comme nous l'avons déjà antérieurement mentionné, des caractères d'organisation qui laissent prévoir ceux que l'on rencontre chez nos types à reproduction pupipare. L'une des particularités de ce dernier mode de reproduction, est la réduction très grande du nombre des gaines ovariennes et par suite de celui des œufs dans les ovaires. Nous avons vu que si, d'après PRATT, il existe deux paires d'ovarioles chez le Mélophage, on n'en rencontre plus qu'une seule chez les Hippobosques, les Ornithomyes et les Glossines. Au contraire chez les *tachinaires* vivipares et les *Sarcophaga*, il est loin d'en être ainsi ; TOWNSEND notamment, a obtenu dans ses récents élevages, avec une grande facilité, des pontes de 2.000 à 3.000 larves, pour certaines espèces, parfois même davantage. Il y a donc une différence énorme entre la capacité reproductrice de ces mouches vivipares qui ne nourrissent pas leurs larves, et celle de *Glossina palpalis* par, exemple, qui ne dépasse pas une série de huit à dix parturitions. Mais chez certains Muscides, comme les *Mesembrinæ*, on trouve une réduction considérable des gaines ovariennes (Holmgren)

qui ne permet plus que la production d'un seul œuf à la fois dans l'utérus, comme cela se passe chez les Pupipares (v. p. 435).

Cette réduction se trouve complète chez *Theria muscaria* Meig, Muscivore vivipare voisin des *Sarcophaga*, où, d'après CHOLODKOVSKY (1908), on ne rencontre plus qu'une seule gaine ovarique dans chaque ovaire.

En même temps que la production des œufs ovariens diminue, la capacité de la cavité utérine se réduit de la même manière. Chez les *tachinaires*, on sait, depuis les recherches de RÉAUMUR, V. SIEBOLD, L. DUFOUR, que l'utérus, où les œufs fécondés sont retenus en grand nombre pour se développer, constitue un sac incubateur enroulé sur lui-même en spirale (fig. 106, *Ut.*). Chez les *Sarcophaga* c'est une poche latérale du même organe qui sert de réservoir incubateur (fig. 107, *S. I.*). Mais chez les Diptères où les gaines ovariques ne sont plus qu'en petit nombre, les œufs ovariens parvenus à maturité successivement, ne descendent plus dans l'utérus qu'isolément. On trouve alors

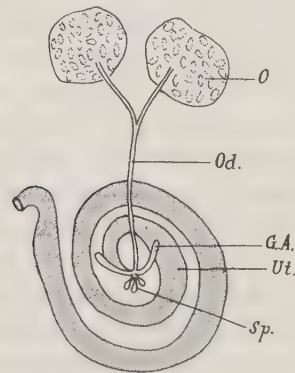


Fig. 106. — Appareil génital femelle de Tachinaire vivipare (d'après HOLMGREN).
O, ovaire ; Od. oviducte impair ; Ut., sac incubateur spiralé utérin ; G.A. glandes annexes ; Sp., spermathèques.

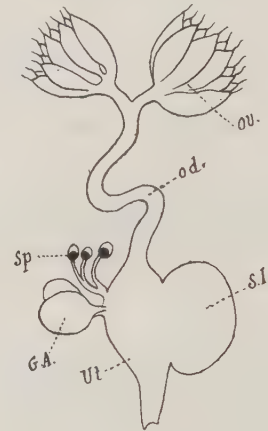


Fig. 107. — Appareil génital femelle de *Sarcophaga* (d'après HOLMGREN).
Ov. ovaire ; Od. oviducte impair ; Ut. utérus ; S. I., poche incubatrice ; G. A. glandes annexes ; Sp. spermathèques.

l'organe réduit aux dimensions et à l'aspect qu'il offre chez les Glossines primipares, avant l'éclosion de l'œuf et la gestation larvaire (fig. 95, p. 435). Dans ces conditions, c'est simplement la réduction des glandes accessoires qui permet de différencier la conformation extérieure de l'appareil femelle, de celle qu'il présente chez les Pupipares.

Ainsi, plusieurs des modifications essentielles de l'appareil femelle qui caractérisent la *pupiparité*, se trouvent en partie réalisées déjà chez quelques-uns des Diptères *vivipares* qui cependant ne nourrissent pas leurs larves. On ne saurait donc interpréter la conformité de structure de l'appareil reproducteur, chez les Glossines et les Hippoboscides, comme un terme de rapprochement d'importance spéciale entre ces insectes.

Nous arrivons encore ici, à cette notion de la *convergence* qui réalise des détails d'organisation semblables chez des types différents. La question se pose, maintenant,

de connaître les raisons biologiques réelles de ces concordances : quelles sont les influences déterminantes de la pupiparité et des modifications qu'elle imprime à l'appareil reproducteur ?

La production de larves au lieu d'œufs se manifeste chez des insectes d'habitat et de régimes très divers, les uns végétariens (Coccides, Chrysomélides) les autres coprophages ou sarcophages. Il est le plus souvent difficile de chercher une relation quelconque entre leur mode de reproduction et les conditions particulières de leur mode de vie. HOLMGREN (1904) donne comme explication de la viviparité sa raison utilitaire pour l'espèce : il y a réduction du temps de la ponte, et les jeunes larves sont plus rapidement en contact avec leur milieu nutritif.

C'est simplement la constatation d'une harmonie naturelle, et non une explication physiologique.

PORTCHINSKI, en présence du cas si curieux de viviparité occasionnelle qu'il a observé chez *M. corvina*, émet une manière de voir analogue.

La larve de cette mouche est coprophage dans le nord de l'Europe et de la Russie ; dans le sud, au contraire, elle se développe à l'intérieur de l'utérus de la mère. Ce serait là, pour lui, le résultat de la concurrence vitale : par suite de l'abondance plus grande des insectes coprophages, la nourriture devient plus rare et la larve doit s'adapter à un mode de vie différent.

OSTEN SACKEN (1887) étend ce raisonnement aux Pupipares parasites. Il pense que ces diptères étaient primitivement coprophages. En s'adaptant à la vie parasitaire, ils ont perdu leur aptitude au vol, et leurs larves, ne pouvant plus être déposées à proximité des matières qui les nourrissent, ont dû accomplir directement leur croissance dans l'utérus.

Comme le fait, avec raison, remarquer AUSTEN (1903), l'hypothèse en question ne peut en aucune manière s'appliquer aux glossines, qui ne sont pas parasites au sens propre du terme et n'ont nullement perdu leur faculté de vol. Nous ajouterons de plus que beaucoup de Pupipares, comme les Hippobosques et les *Ornithomyia*, volent parfaitement, ce qui réduit encore la portée de cette explication. Or, si l'on examine de près les choses, on voit que, de même que la viviparité parthénogénétique des pucerons, est avant tout sous la dépendance des conditions de température élevée et de nutrition abondante, d'après les belles recherches de KYBER (1815) et de BALBIANI (1898), de même chez les insectes à reproduction sexuée, la *viviparité* normale, dans beaucoup de cas, et la *pupiparité*, d'une façon permanente, sont déterminées par les mêmes influences ; et l'on peut substituer aux raisonnements téléologiques précédents, des raisonnements physiologiques beaucoup plus satisfaisants.

Parmi les différents types d'insectes vivipares, SCHIÖDTE (1856) a décrit trois espèces de Staphylinides du groupe des Aleochariens, appartenant à deux genres différents. Cette constatation est d'autant plus intéressante que chez les Coléoptères la viviparité est très rare, et que ces trois Staphylinins présentent un mode de vie identique : ils sont *termitophiles*. Fait curieux, un autre insecte, un Diptère du genre *Termitomyia*, qui vit également dans les termitières, est également vivipare. On est donc amené, en vertu de ce rapprochement, à considérer que le même habitat et le même

régime ont dû intervenir dans la réalisation de cette propriété commune chez des êtres aussi différents. Or, parmi les facteurs susceptibles d'entrer en ligne de compte, en raison même de ce mode de vie au sein des termitières, il faut citer, d'abord, une température constante assez élevée, et sans doute aussi un régime alimentaire riche. Ce sont là les particularités les plus saillantes de ce milieu, qui paraissent pouvoir agir efficacement pour déterminer une accélération embryogénique.

GIARD (1904) cite, d'après les recherches de CALORI, de CAUSARD, de HEYMONS, comme exemple de pœcilogonie géographique, le fait très intéressant qu'une même espèce d'Ephéméride, le *Chlaopsis diptera* Latr., ovipare dans le nord de son habitat (Allemagne, France septentrionale), devient vivipare dans le Midi de la France et en Italie. C'est un phénomène très comparable à celui des variations pœcilogoniques de *Musca corvina* Fabr., découvertes par PORTCHINSKI; or, dans ce dernier exemple tout au moins, c'est manifestement la température qui paraît agir comme l'un des déterminants essentiels de ces changements dans le mode de reproduction.

En effet, ce n'est qu'à la fin du printemps et en été, que se manifeste, en Crimée et dans le sud de la Russie, d'après les observations de l'auteur, la production des grosses larves qui ont évolué dans la cavité utérine. Au début du printemps, la femelle pond simplement des œufs comme elle le fait toute l'année dans le nord. C'est donc bien l'élévation thermique qui active l'évolution de l'œuf et transforme les manifestations de l'activité reproductrice. Il est intéressant à ce sujet de faire ressortir la nature du régime alimentaire de la mouche adulte.

Musca corvina, sans être une mouche piquante, vit surtout au voisinage des bestiaux dont elle suce la sueur et les plaies. Or, nous avons souvent constaté, qu'à l'occasion, elle devient nettement hématophage et hume les gouttelettes de sang qui viennent perler aux points de piqûres des taons ou des stomoxes : elle profite en somme, indirectement, des pièces buccales vulnérantes de ces derniers, dont elle est complètement dépourvue. On conçoit que, sa voracité augmentant sous l'influence de l'élévation de la température, comme aussi celle des différentes mouches piqueuses, elle va rechercher plus avidement encore une alimentation sanguine et la rencontrer plus aisément. Nous avons pu vérifier ce fait au Congo : *Musca corvina*, quand on la capture sur le bétail, au soleil, s'y montre presque toujours gorgée de sang. Voici donc l'exemple d'une mouche *ovipare*, qui, occasionnellement suceuse de sang, tend à devenir aussi *pupipare* lorsque la température s'élève dans le milieu ambiant.

Or, si l'on examine tous les autres cas connus de pupiparité normale et permanente chez les Diptères, on constate, que ce mode particulier de reproduction ne se rencontre, également, que chez des mouches *exclusivement suceuses de sang, qui vivent à une température constamment élevée*. Les glossines trouvent les conditions de température qui leur conviennent, dans la zone intertropicale où elles sont strictement localisées. Nous avons vu, en particulier, que pour *Glossina palpalis* les conditions thermiques favorables se trouvent comprises entre 23-28° C. et que la mouche s'accommode surtout d'une moyenne de 25-26° C. très constante.

Les Hippoboscides et les Nyctéribides, les seuls autres Diptères actuellement connus comme pupipares d'une façon certaine⁴, sont adaptés de même à une température éle-

4. Les Streblidés sont sans doute aussi pupipares, mais il est peu probable que les Braulides mettent au jour des larves ayant achevé leur croissance.

vée et sans variations, qui est celle du corps des vertébrés à sang chaud qu'ils parasitent. Il est infiniment probable, que le parasitisme de certaines espèces de Pupipares, qui est étroitement spécifique vis-à-vis de certains hôtes déterminés, est régi, avant tout, par la température du corps de ces hôtes. En particulier, les formes qui parasitent les oiseaux (*Ornithomyia*, *Lynchia*, *Stenopteryx*, etc.), ont besoin vraisemblablement d'une température plus élevée que les Mélophages et les Hippobosques, qui sont parasites des mammifères. On peut aussi, à ce sujet, établir un parallèle intéressant entre les Pupipares aptères (*Mélophagus*, *Lipoptena*, *Nycteribia*) qui ne quittent pas le corps de l'hôte et vivent ainsi à une température rigoureusement constante, et la *Glossina palpalis*, qui paraît être, de toutes les glossines, celle qui exige les conditions thermiques les plus égales. Les Pupipares doués de vol seront, par contre, à rapprocher de *Glossina fusca* et sans doute aussi des glossines des savanes, en ce qu'ils supportent plus aisément certaines variations de température; ils peuvent abandonner momentanément le vertébré qui les héberge pour voler librement au dehors¹.

Tous ces faits pourront être condensés dans les lignes suivantes : la *pupiparité* est le terme extrême des manifestations de la viviparité, chez les insectes à reproduction sexuée. Elle est l'apanage exclusif des Diptères et peut, comme les différentes formes de la viviparité, s'y rencontrer chez des types divers, de telle sorte qu'elle ne saurait déceler des affinités essentielles entre eux. Elle est caractérisée par une réduction très grande de l'activité des ovaires et par l'exagération compensatrice de la sécrétion des glandes annexes, qui permet la nutrition complète de la larve. Ces transformations sont sous la dépendance d'un régime alimentaire très riche et d'une température élevée qui favorise l'activité physiologique générale des mouches. Leur apparition, dénote entre les formes où on les observe, à défaut de rapports plus directs, des affinités biologiques étroites, malgré les différences réelles de morphologie extérieure ou d'habitat.

A ce point de vue, il faut considérer les glossines, quoique vivant à l'état libre, comme des parasites de vertébrés typiques, dont l'évolution, au point de vue physiologique, est aussi complète que celle des Hippoboscides et des Nyctéribides, qui vivent d'une manière si étroite aux dépens des mammifères et des oiseaux, comme ectoparasites, que dans beaucoup de cas ils ont perdu leur faculté de vol. En d'autres termes, les glossines sont les Stomoxys dont l'organisation interne a subi les modifications adaptatives les plus voisines de celles des Diptères parasites typiques, bien qu'elles aient conservé leur indépendance primitive vis-à-vis de leurs hôtes. On peut comprendre par là, aussi, comment a pu se constituer le type des Pupipares vrais, en particulier celui des Hippoboscides, le plus voisin des glossines par la constitution de la trompe, et somme toute le moins profondément modifié. Il paraît bien probable, qu'avant de s'adapter à des rapports aussi étroits vis-à-vis des mammifères ou des oiseaux, ces Diptères ont dû passer par des stades correspondant biologiquement à ceux des stomoxes, puis des glossines.

1. Les pupipares parasites sont adaptés aussi, sans doute, à un degré d'humidité assez élevé, qui leur est assuré par la vaporisation cutanée de leurs hôtes : c'est, biologiquement, un rapprochement de plus avec la *glossina palpalis*.

Il est intéressant de comparer, sous le rapport de leur déterminisme, ces processus de viviparité qui sont sous la dépendance très manifeste de facteurs simples, tels que l'alimentation et la température, avec les phénomènes analogues connus dans la série zoologique et dans la réalisation desquels des facteurs primaires de même ordre paraissent également intervenir. A vrai dire, ces cas sont rares, et le plus souvent les causes immédiates des processus de viviparité, qu'on rencontrera par exemple chez les Mollusques, les Onychophores, les Poissons, etc., échappent complètement à une explication physiologique simple.

Cependant, dans certains types, on peut encore constater, avec quelque netteté, l'influence de l'un ou de l'autre de nos deux facteurs. Chez les Plathelminthes, par exemple, les Eumésostomides auxquels SEKERA (1905) a consacré récemment une étude, présentent des formes vivipares seulement pendant l'été. Elles produisent des œufs à coque mince (œufs d'été) qui se développent dans l'utérus. On voit ici s'affirmer l'action très nette, au moins de la température. Chez les Nématodes, CONTE (1902) a montré, que sur des milieux très nutritifs comme la colle de pâte, les *Rhabditis* ovipares deviennent constamment vivipares. Dans certains cas même, lorsque le milieu entre en putréfaction, cette viviparité s'exagère : les embryons éclosent dans l'utérus maternel, en perforant les parois et dévorent leur mère à la façon des larves de Strepsiptères ou des larves à développement paedogénétique de *Chironomus* ou de *Miastor*. Il est possible, que ce dernier phénomène soit sous la dépendance de l'élévation de température produite par la fermentation de la colle ; toutefois, cela n'est pas certain, puisque dans d'autres conditions de milieu, ainsi que l'avaient déjà antérieurement constaté J. PEREZ, et MAUPAS (1900), la même évolution se produit ; avec ce dernier auteur, CONTE attribue ce parasitisme accidentel à la sénilité du nématode mère. GIARD (1904) a réuni dans une de ses études sur la *pæcilogonie*, différents exemples de viviparité disséminés dans la littérature, et parmi lesquels nous puiserons, en rendant ici l'hommage le plus profond à la vaste érudition de ce regretté Maître, quelques documents sur le sujet qui nous intéresse.

Chez les Cœlentérés, par exemple, d'après les observations de CARLGREN, un grand nombre d'actinies des mers arctiques sont vivipares. L'une d'entre elles, la *Thealia crassicornis*, O. F. MULLER, est, au contraire, constamment ovipare sur nos côtes. La viviparité prédomine également chez les Echinodermes, d'après les recherches de SMITH et STUDER, dans les mers antarctiques. On voit donc, ici, le facteur température intervenir d'une manière exactement inverse de celle que nous avons constatée chez les insectes. Les formes à développement accéléré, à embryogénie condensée, prédominent dans les régions froides.

Chez les Vertébrés, des faits analogues se passent, d'après KAMMERER (1904), chez *Salamandra maculosa*. Au fur et à mesure qu'on s'élève en altitude dans la zone de répartition de l'espèce et que le climat devient plus rude, le nombre des embryons de cette forme vivipare diminue dans l'utérus, en même temps que leur développement s'y prolonge. Ces embryons ne sont plus expulsés à un stade très jeune ; ils sont retenus dans l'utérus jusqu'à un état plus ou moins voisin de la métamorphose complète ; on se rapproche ainsi des conditions de viviparité de *S. atra*. L'abaissement de la

température accentue donc nettement dans ce cas le processus de viviparité. C'est encore absolument l'opposé de ce qui se passe chez les insectes.

Ces exemples suffisent à montrer, combien il serait imprudent de généraliser, dans la série zoologique, les notions acquises sur le déterminisme de la viviparité et de la pupiparité chez certains diptères. De même que le mécanisme anatomique, qui permet la réalisation du phénomène, de ce parasitisme spécial des embryons sur le parent, suivant la formule de GIARD (1897), de HOUSSAY (1900), de FAUSSEK (1904) est excessivement variable suivant les groupes, de même les conditions qui le déterminent ne le sont pas moins. Nombreuses et complexes sont les influences actuelles et héréditaires, qui favorisent ou entravent le développement cœnogénétique des produits, leur nutrition dans l'utérus, l'activité normale des glandes génitales, tout cet ensemble de conditions qui rendent possible la naissance et la croissance des jeunes dans l'organisme de la mère : aussi les mêmes facteurs primaires pourront-ils agir de façon exactement opposée, suivant le dynamisme propre des différents organismes.

La Nymphe ou Pupe

La première découverte des pupes de Glossines et de la transformation nymphale des larves, remonte aux recherches de BRUCE en 1895 sur *Glossina morsitans*. La description qu'en fit cet auteur est actuellement classique. BRUMPT, en 1902 au lac Rodolphe, eut le premier l'occasion d'observer la ponte de *Glossina palpalis*. En 1905, il donnait une figure de la puce au moment de l'éclosion, et il écrivait que la larve de cette mouche, lorsqu'elle est pondue dans du fumier humide d'hippopotame ou d'éléphant, peut y vivre pendant plusieurs jours avant de se transformer, quoiqu'elle ne semble pas s'en nourrir. Pour se nymphoser, la larve s'enfonce à une profondeur d'un centimètre et se transforme en puce. Il reconnut aussi, que celle-ci éclot au bout de six semaines à une température diurne de 20° C., et de 14° C. la nuit.

En 1904, AUSTEN a fait connaître aussi la puce de *Glossina palpalis*, d'après des échantillons recueillis par les membres de la mission anglaise de l'Ouganda. Des pupes ont été découvertes dans la nature par BAGSHAWE en 1906. KOCH (1906) et STUHLMANN (1907) ont obtenu au laboratoire un grand nombre de tonnelets de *G. fusca* et *tachinoïdes*. Les observations qu'ont pu faire ces derniers auteurs sur la transformation en nymphes de ces deux espèces, ont été confirmées par nos recherches sur la *G. palpalis*.

La larve de cette Glossine, lorsqu'elle est mise au jour dans des conditions normales, ne subsiste à cet état que quelques instants. Elle ne s'alimente pas au dehors et ne tarde pas à se transformer. Jamais nous n'avons observé une durée de survie à l'état larvaire libre, comparable à celle qu'a indiquée BRUMPT. Il s'agissait dans ce cas, ainsi que cet auteur l'a reconnu plus tard, de larves immatures déposées avant terme par avortement des femelles. Il en est de même pour les larves qu'AUSTEN a fait connaître, et dont il a, d'ailleurs, entrevu le caractère immature.

La larve une fois pondue, se déplace activement à la surface du substratum, à l'aide des mouvements particuliers que nous lui avons décrit ; elle cherche immédiatement à s'enfoncer à l'intérieur du sol, ou dans les fentes, les crevasses, les anfractuosités les plus étroites du milieu où elle est pondue. C'est une larve essentiellement fouisseuse.

Pour pénétrer dans la terre meuble, elle gonfle violemment sa région céphalique

qui agit comme un bélier sur les matériaux qui l'entourent, les écarte et lui permet en quelques minutes d'opérer sa percée et de disparaître. Si le sol est compact, la larve ne cherche pas à s'y enfouir; elle se déplace rapidement à sa surface, recherchant une fente, un trou, une crevasse quelconque où elle se blottit et se nymphose. Dans les cages d'élevage il est excessivement fréquent de voir les larves pénétrer dans les interstices du bois et y disparaître, surtout dans les fentes qui séparent le tablier des parois latérales, aussi est-il nécessaire d'obturer soigneusement ces intervalles lorsqu'on désire capturer aisément toutes les pupes. Ces observations nous avaient amené à penser que, dans la nature, la nymphose devait se produire aussi souvent sous les écorces et dans les trous d'arbres que dans la terre. Le fait a été vérifié peu après par ZUPITZA (1908) qui a découvert en abondance, au Cameroun, des pupes de *Gl palpalis* sous des écorces d'arbres, à partir d'une certaine hauteur, comme d'ailleurs aussi dans la mousse et sous les feuilles de certains végétaux. BAGSHAWE (Hodges 1909) en a également rencontré sur le tronc de bananiers, de dattiers et d'*Allophylus*, au pied de de végétaux divers.

On peut considérer, par conséquent, que c'est là le repaire normal des pupes de la Glossine, et que les larves sont mises au jour sur le tronc des arbres et dans l'épaisseur du feuillage, au sein des fourrés où se réfugie la Glossine mère. Toutefois, nous ne pensons pas que celle-ci choisisse ses endroits de ponte d'une façon spéciale; les larves sont très certainement évacuées au hasard ainsi que BRUMPT l'a d'ailleurs exprimé. Les lieux de ponte observés par ZUPITZA et BAGSHAWE, où l'on trouve réunies les pupes sur un petit espace, ne nous paraissent pas des endroits choisis par la sollicitude des femelles, mais simplement des zones où, sous l'influence de tropismes divers, celles-ci fréquentent plus volontiers.

La larve de la *palpalis*, comme celle de la *fusca*, évite soigneusement pour se transformer, les parties humides. Si la terre meuble sur laquelle on la place n'est pas suffisamment sèche, elle tarde à s'immobiliser. On la voit errer de côté et d'autre pendant *plus d'une heure*, s'enfonçant alors jusqu'à 6 ou 8 cm. de profondeur. Dans du sable sec, au contraire, elle ne dépasse guère 1 ou 2 cm. à peine et se transforme en moins d'une demi-heure. Elle a donc la faculté de régler légèrement l'époque de sa transformation en nymphe, qui n'est pas absolument immédiate. Mais de toute manière, les conditions du milieu étant, ou non, favorables, au bout d'un temps plus ou moins long qui ne paraît guère excéder une heure et demie au grand maximum, la larve doit s'immobiliser et se condenser en une nymphe ou *Pupe*, absolument inerte et rigide. Cette pupa jaunit rapidement et en quatre heures environ elle est devenue entièrement d'un noir mat.

La forme du tonnelet nymphal (pl. II, fig. 2), est, à peu près, la forme normale du tonnelet bien connu des larves de Muscides, mais l'existence, à la partie postérieure, des protubérances caudales de la larve qui subsistent sans modifications, lui prête un aspect un peu particulier. Ses dimensions sont en longueur de 6 mm. 5, à 6 mm. 2/3, sur une largeur moyenne de 3 mm. 5. Son poids est de 0 gr. 025 à 0 gr. 028.

Les phénomènes importants d'histolyse et d'histogenèse, qui doivent être ici précédés d'une digestion et d'une assimilation préalables des matières de réserve contenues dans l'estomac de la larve, entraînent une phase de repos nymphal assez longue.

Dans les conditions de température du laboratoire, qu'on peut considérer comme normales, l'éclosion a lieu en 32 à 33 jours. L'adulte brise la paroi antérieure de sa coque qui se détache en une calotte par une fente circulaire, suivant le procédé ordinaire des Diptères Cyclorrhaphes. Puis il se dégage et tandis que ses ailes se déplissent et s'étalent, et que son abdomen se dilate, la trompe, qui chez la puppe était rabattue en arrière à la partie ventrale du corps (pl. I, fig. 3), prend sa position définitive horizontale, la pointe en avant.

Influence de divers facteurs sur les Pupes

Le point de vue biologique mis à part, il y avait un intérêt spécial, au point de vue pratique, à connaître le degré de sensibilité particulier des pupes de la *G. palpalis* à l'action de certains agents physiques tels que la température et l'humidité. On pouvait en effet supposer, *a priori*, que si les adultes sont influencés d'une façon profonde par des variations légères dans leurs conditions de milieu, il n'en serait pas de même pour les pupes, qui sont naturellement protégées par les parois épaisses de leur tonnelet. Il importait donc de préciser la mesure suivant laquelle on pouvait espérer faire intervenir, parmi les moyens pratiques de destruction de l'insecte à l'état nymphal, les variations physiques de son milieu.

Nous avons entrepris, à ce sujet, différentes expériences dont les résultats ont été pour la plupart assez inattendus. Dans toutes ces expériences les pupes *témoins* étaient placées sur du sable sec à 25°-27° C. Elles ont toutes effectué leur métamorphose d'une façon remarquablement régulière en 32 ou 33 jours. Cette très grande constance dans la durée du développement, nous permet d'accorder une valeur certaine à beaucoup de nos expériences qui malheureusement n'ont souvent pu porter que sur un très petit nombre de pupes.

a) Action de l'eau et de l'humidité du sol

En raison de la proximité des cours d'eau dans la zone d'habitat de la Glossine, la question se posait de savoir si les pupes, atteintes par les crues subites si fréquentes au moment des tornades, pouvaient résister à une inondation de quelque durée.

Lorsqu'on plonge dans l'eau une pupa de Glossine on la voit surnager verticalement, l'extrémité postérieure affleurant à la surface du liquide grâce à la bulle d'air qui est emprisonnée entre les protubérances et qui agit comme un flotteur. Il était permis de se demander, si cette propriété ne pouvait pas constituer un moyen naturel de dispersion géographique des pupes, qui seraient ainsi véhiculées comme des graines, le cas échéant, suivant une certaine étendue de réseau fluvial. Les expériences suivantes montrent que les tonnelets de la *palpalis*, ne peuvent résister à une submersion quelque peu prolongée, dans l'eau.

Expérience I — Deux pupes sont placées dans un cristalliseur plein d'eau, à la température du laboratoire. Grâce à leur flotteur naturel elles se maintiennent constamment à la surface du liquide. L'expérience est prolongée pendant douze jours pour l'une, pendant six jours pour l'autre, puis les pupes sont retirées de l'eau, soigneusement desséchées, et remises sur du sable sec dans les conditions normales.

Résultat : l'éclosion ne se produit pas ; *les deux pupes périssent*.

Pendant la durée de l'expérience, on pouvait noter la diminution progressive, puis la disparition de la bulle d'air qui était restée engagée entre les deux protubérances caudales et servait de flotteur. Cette bulle d'air en contact immédiat avec les orifices trachéens, a donc été utilisée par la nymphe pour ses échanges respiratoires, et l'on s'explique aisément que sa disparition, indice d'échanges gazeux actifs, ait entraîné la mort.

D'autres pupes soumises à l'action de l'eau pendant un temps beaucoup plus court, de une heure à quatre heures, ont parfaitement résisté.

Le séjour prolongé dans la terre humide, nuit également aux pupes de la *palpalis*.

Expérience II. — Une pupa du 17 octobre est maintenue pendant quinze jours dans du sable humide à la température du laboratoire. Cette pupa *n'éclo*t pas.

Dans ces conditions, on peut dire que les pupes de la Glossine ne sont pas protégées d'une manière efficace par leur coque nymphale, contre les influences d'humidité qui leur sont nettement défavorables, ainsi que l'indiquait déjà la préférence manifeste des larves pour les endroits secs. S'il est possible, que des pupes arrachées à leur abri naturel dans la terre ou au pied des arbres par une inondation brusque, résistent à une submersion de faible durée dans le courant qui les entraîne, il y a les plus gran-

des chances pour qu'elles périssent lorsqu'elles seront déposées sur la terre humide des bords du cours d'eau. Pratiquement, il n'y a point à tenir compte du flottage des pupes, comme d'un moyen naturel de dispersion géographique de la *palpalis*.

b) Action des Températures inférieures à la normale

Expérience I. — Deux pupes, provenant de deux mouches différentes, l'une du 26 octobre, l'autre du 28 octobre, sont soumises *tous les jours*, jusqu'au 30 novembre, à un refroidissement à $+12^{\circ}$ C. en glacière pendant *quatre* heures.

La première pupa, mise en expérience à partir du 27 octobre, éclot le 1^{er} décembre après une nymphose de 33 jours. La mouche produite est à un état de développement des plus imparfaits : ses ailes n'ont pu se déployer, ses pattes sont tordues, incapables de supporter le poids du corps, la trompe reste dirigée vers l'arrière ou appliquée à la face ventrale : l'insecte est incapable de marcher, de voler et de se nourrir.

La deuxième pupa mise en expérience le 14 novembre, soit 17 jours plus tard que la précédente, éclot le 2 décembre après 34 jours de nymphose, à un état un peu plus parfait que sa congénère. La trompe a pris sa position normale et l'abdomen est mieux dégagé. Mais les pattes et les ailes sont encore mal constituées et la mouche ne peut que s'agiter sur le dos, sans changer de place.

Expérience II. — Une pupa du 3 décembre est soumise huit jours après, à l'immersion pendant vingt minutes dans l'eau à 0° , au contact de la glace fondante. Puis elle est replacée à la température du laboratoire pour le reste de son temps nymphal. L'éclosion a lieu le 6 janvier après 33 jours, c'est à-dire dans le délai normal de la nymphose, et donne un adulte parfaitement constitué.

Ainsi : *Le froid ne paraît pas radicalement nuisible aux pupes de Glossina papalis*. Lorsque son action ne s'exerce que pendant un temps assez court, l'éclosion se produit sans modifications appréciables. S'il agit au contraire à intervalles réguliers, répétés au cours de plusieurs semaines pendant quelques heures, il se produit des arrêts de développement mais qui portent surtout sur les organes externes car l'éclosion a lieu sensiblement dans le temps normal.

Il y a lieu de penser, d'après cela, qu'un froid prolongé, sans retour par intervalles à une température normale, n'entraînerait qu'une inhibition correspondante des phénomènes de la nymphose, sans influencer d'une façon définitive la vie de l'insecte ; malheureusement l'action *continue* d'une basse température n'a pu être expérimentée.

Ces données relatives à l'action du froid sur les pupes des Glossines ne sont pas en contradiction avec celles qu'on possède sur les nymphes des autres insectes, qui se mon-

trent en général facilement résistantes aux températures basses. D'après HENNEGUY (1904), CORNALIA a pu soumettre pendant un an des chrysalides de ver à soie à $+ 2^{\circ}$ C. sans les faire périr. COLASANTI pendant 48 heures à $- 10^{\circ}$ C. Ces chrysalides ont éclos normalement.

c) Action de la chaleur

On sait, d'après les nombreuses expériences dont cette question a été l'objet, que les nymphes des insectes résistent, en général, mieux au froid qu'à la chaleur et que des températures élevées exercent une action accélératrice manifeste sur la durée de la nymphose. Certaines chrysalides présentent une résistance considérable à des variations thermiques d'une échelle assez étendue. Ainsi, les chrysalides du ver à soie, qui, d'après COLASANTI supportent un froid de $- 10^{\circ}$ C. peuvent vivre pendant quelque temps à $+ 50^{\circ}$ C. ou 60° C. en air sec (HENNEGUY).

Les expériences suivantes montrent que la pupa de *Glossina palpalis* offre un mode de réaction très spécial aux influences calorifiques, et d'un intérêt tout à fait particulier pour l'histoire de cette mouche.

1°. — Action d'une température diurne de 30° C. déterminant une moyenne journalière de 28° C.

Expérience I. — Deux pupes de *Glossina palpalis* du 2 et du 4 février, sont soumises pendant dix heures chaque jour, du 19 au 25, à une température de 30° C. La nuit elles sont replacées à la température normale du laboratoire, $25-27^{\circ}$ C.

L'éclosion a lieu, pour toutes les deux, le 1^{er} mars, après 28 jours de nymphose pour la première, 26 jours seulement pour la seconde.

Ainsi, tandis que des températures très basses pour le milieu de vie habituel de la mouche, intervenant de manière à troubler considérablement la constitution normale de l'adulte, n'ont pas déterminé de ralentissement appréciable dans la durée de la nymphose, une élévation de 2° C. seulement de la moyenne thermique agissant pendant 6 jours, a réalisé une accélération très sensible de l'éclosion. Le raccourcissement du temps normal de la nymphose, affecte ici une durée sensiblement égale à celle de l'expérience elle-même.

Il faut remarquer, que la mouche éclore après 26 jours de pupation, était à un état biologique assez précaire. Son abdomen était excessivement déprimé et la mouche affamée, cherchant à piquer quelques heures après son éclosion n'est pas parvenue à

s'alimenter d'une façon normale. Elle est morte deux jours après. Il est donc permis de penser, que cette durée de six jours représente la *limite* au-dessus de laquelle la température moyenne accélératrice de 28° C., devient une température *nuisible* à la vie de la pupa. Pour résoudre cette question l'expérience suivante a été réalisée.

Expérience II. — Une pupa du 13 février est soumise du 19 février au 11 mars (20 jours) à 30° C., pendant 10 heures chaque jour. Le 14 aucune éclosion ne s'étant produite, la pupa est ouverte : on trouve l'imago mort à un état de développement assez avancé.

Ainsi la température ménagée de 30° C. agissant de manière à réaliser une moyenne journalière de 28° C. est *accélératrice* de la nymphose lorsque son action se limite à quelques jours. Prolongée pendant plus longtemps elle devient une température *destructrice*.

2°. — Action d'une température diurne de 32-33° C. succédant à la précédente.

La température de 32-33° C. exercera par suite, plus sûrement encore, une influence nuisible, même si son action se limite à dix heures à peine chaque jour.

Ainsi : *Expérience III.* — Deux pupes du 6 et du 15 février, qui ont été soumises en même temps pendant 6 jours à la température accélératrice de 30° C., du 19 au 25 février, dans les mêmes conditions que pour l'expérience I, sont remises pendant 3 jours à la température normale de 25-27° C. jour et nuit. La première est alors placée à 32-33° C. pendant 4 jours, la seconde pendant 6 jours (température ménagée diurne). L'éclosion a lieu respectivement les 7 et 13 mars, après 30 jours et 27 jours, donnant des adultes d'autant plus débiles et mal constitués que la température a été maintenue plus longtemps.

Cette expérience montre donc, que l'accélération déterminée par l'action de la température antérieure de 30° C. n'a pas été accrue par celle de 32-33° C. On peut donc dire que : *la limite maxima de raccourcissement du temps nymphal sous l'influence de la température est voisine de 6 jours. Au delà de ce temps, l'action thermique si on la prolonge, reste désormais sans effet ou tend à devenir retardatrice.*

Dans le cas particulier, il semble bien au moins, pour la première pupa qui a accompli son évolution en 30 jours, que la température de 32-33° a exercé une légère compensation retardatrice sur l'influence accélératrice antérieure. C'est le début manifeste d'une influence nuisible.

En second lieu, il faut remarquer que les mouches produites n'étaient pas viables dans les conditions naturelles, surtout la seconde. Les ailes étaient mal déployées, l'abdomen tordu et déprimé, la mouche incapable de se nourrir. Une moyenne thermique journalière de 29-30° C., exerçant son action pendant 6 jours, après celle d'une moyenne de 28° C. prolongée pendant le même temps, amène donc la mouche à l'épuisement complet. En prolongeant quelque peu la température de 29-30° C. la pupa aurait péri.

3°. — Action d'une température ménagée de 35° C.

Plus décisive encore sera l'action d'une température de 35°, en effet :

Expérience IV. — Une pupe du 13 décembre, soumise antérieurement à la température accélératrice de 30° C. le jour, durant 8 heures, les 9, 10, 11 janvier, est placée ensuite à 35° C. pendant 5 heures seulement chaque jour, les 12, 13, 14, 15 janvier (4 jours). La pupe n'écloît pas. On trouve l'imago mort.

Expérience V. — Trois pupes sont soumises à la température de 35° pendant 10 heures chaque jour, l'une durant six jours, les deux autres durant huit jours. Aucune éclosion ne se produit.

L'intérêt des expériences réalisées à températures ménagées, pendant le jour seulement (la nuit la moyenne étant ramenée à la normale), est de rapprocher nettement des conditions naturelles. Il est manifeste, que si l'on avait fait agir les températures de 30° C., 33° C., ou 35° C. d'une façon constante, jour et nuit, la mort des pupes eût été réalisée beaucoup plus tôt.

Dans la nature, l'échauffement des gîtes ne peut se produire que pendant la journée sous l'influence des rayons solaires ; il était donc plus intéressant de déterminer la sensibilité propre des pupes de *Glossina palpalis* vis-à-vis d'élévation thermique de faible intensité, intervenant d'une manière discontinue.

On voit, d'après les expériences qui précèdent, que sous peine de *mort absolue* ou de troubles fondamentaux dans leur développement qui amèneraient rapidement la mort des adultes, dans la nature, les pupes de la *palpalis* doivent trouver dans l'épaisseur des gîtes, des conditions de constance parfaite de température, à 25-27° C. Si cette moyenne est dépassée de 2 ou 3 degrés, la température devient très rapidement défavorable et dangereuse. Pour cette nouvelle raison, *la reproduction de la glossine ne pourra avoir lieu que dans des régions très ombragées, où les élévations diurnes de la température de l'air ne se feront pas sentir.*

4°. — Action directe des rayons solaires.

L'action directe des *rayons solaires* sur les pupes les fait périr très rapidement comme le montre l'expérience suivante :

Expérience VI. — Une pupe est soumise, sous 5 centimètres de terre sèche, à l'action du soleil pendant 4 heures, les 30 et 31 décembre. Deux jours après, on note une diminution de poids. A la date normale d'éclosion on trouve l'imago mort, à l'état de développement déjà avancé où il se trouvait, au moment où l'on a fait agir la chaleur solaire.

Dans cette expérience l'action du soleil a été ménagée de manière à ce que la température du sable entourant la pupe n'excède guère 38° C. à 40° C. On comprend qu'un

rayon de soleil d'intensité normale au Congo, déterminera la mort des pupes d'une façon radicale en un temps très court. Aussi devront-elles éviter d'une manière absolue les points du gîte, soit de la surface du sol, soit des troncs d'arbre où peuvent filtrer les rayons solaires.

Le degré d'humidité de l'air ne paraît pas être intervenu d'une façon sensible sur la vie des pupes au cours de nos expériences. Les unes ont été réalisées en chaleur très humide, les autres à l'humidité normale de laboratoire. Dans les deux cas les pupes soumises aux mêmes influences de température se sont comportées sensiblement de la même façon.

En résumé, on peut dire que si les pupes de *Glossina palpalis* ne sont pas tuées par des températures bien inférieures à celles où elles sont normalement soumises dans la nature, même intervenant d'une façon brusque, elles sont, par contre, très rapidement influencées par une élévation légère de leur moyenne thermique. La limite des moyennes thermiques favorables à la vie, paraît ici un peu moins élevée que pour les adultes : elle se réduit à un *maximum* de 25-27° C. qui doit être considéré aussi comme l'*optimum* de la vie nymphale. La *moyenne* de 28° C., qui paraît si favorable aux diverses manifestations vitales des adultes, est une température trop violente pour les pupes, et l'accélération qu'elle détermine, au début, dans les métamorphoses, est plutôt de nature perturbatrice ; prolongée pendant un temps assez long elle entraîne la mort. On peut donc la considérer comme une *température critique*.

De même que la biologie des adultes, envisagée au seul point de vue des réactions vis-à-vis des influences thermiques, est différente chez deux espèces de glossines d'habitat et de répartition géographique assez semblables comme *Gl. fusca* et *Gl. palpalis*, de même celle des pupes, considérée sous le même point de vue, se montre très nettement distincte chez ces deux espèces.

Ainsi, d'après STUHLMANN, la durée de la vie nymphale chez la *fusca* varie de 30 à 65 jours. Les pupes soumises à une température constante de 30° C. éclosent après 36 jours environ ; à 32° C. l'éclosion a lieu en 32-38 jours ; à cette température beaucoup d'adultes sont mal constitués. Il s'agit donc d'une température limite. On voit ainsi que les pupes comme les adultes, présentent chez cette espèce une tolérance beaucoup plus grande que celle de la *palpalis*, vis-à-vis des variations thermiques, surtout si l'on songe que la moyenne normale de vie de *G. fusca* peut être, à Amani par exemple, de 23°-25° C. L'échelle des températures favorables à la vie des pupes atteint ici une moyenne de 8° C., alors qu'elle se réduit dans les conditions normales, pour la *palpalis*, à 2° ou 4° C. environ. De même, l'écart maximum entre les durées de la nymphose aux différentes températures, qui s'élève chez la *fusca* à près de la moitié de la plus longue durée constatée, en atteint à peine le quart chez la *palpalis*. En d'autres termes, la pupa de *Glossina palpalis* est adaptée à des conditions de température excessivement constantes, et ne peut réagir que d'une façon très limitée, pour des variations légères de ces conditions. Il est hautement probable qu'à cet égard encore, chaque espèce de glossine doit présenter une caractéristique particulière en rapport avec sa répartition géographique et sa zone normale d'habitat, et que notamment, les pupes des glossines des steppes et des savanes soudanaises, telles que *Glossina morsitans*, qui

vivent sous un climat très différent de celui de la *palpalis* et de la *fusca*, peuvent supporter des variations thermiques bien plus considérables que ces deux espèces.

d) Action de la température sur la coloration et la nervation

Les expériences réalisées permettent d'apprécier, chez la *palpalis*, des différences de coloration assez sensibles, entre les adultes nés à la température normale et ceux qui sont obtenus dans les éclosions accélérées. Il y a donc une certaine influence de la température sur la coloration. Les mouches nées en 26 ou 28 jours, à une moyenne de température de 28-29° C., présentent une teinte générale plus pâle avec une striction claire plus marquée au bord libre des segments de l'abdomen. La tâche claire dorsale du premier segment est très apparente et d'un roux plus vif. La teinte noire de la base des tarses postérieurs est moins foncée. Les antennes deviennent pâles.

En somme, l'action de la température sur la coloration des glossines, paraît être ici inverse de celle qu'on connaît généralement chez les insectes, au moins chez les Lépidoptères. Les nombreuses expériences des auteurs sur cette question montrent, en effet, que les variétés claires sont plus aisément obtenues par l'action des températures basses, et que chez les espèces où le dimorphisme saisonnier existe, c'est au printemps, en général, qu'on trouve les formes les moins foncées provenant des chrysalides qui ont passé l'hiver. Cependant les expériences de TOWER (1906) sur les Chrysomélides du genre *Leptinotarsa* et les observations récentes de DE BERGEVIN (1909) sur les mutations des *Graphosoma*, semblent bien montrer que l'élévation de la température peut être l'une des causes principales de la décoloration des pigments et de la production des variétés claires chez certains insectes. Il en est de même de celles de FERTON (1909, p. 574) chez les Hyménoptères de Corse et d'Algérie.

Dès lors, il ne paraît pas illogique de penser que les teintes plus claires et la coloration particulière des segments abdominaux, manifestées chez les glossines des *steppes*, puissent être en relation avec les températures plus élevées et l'action directe du soleil, auxquelles sont soumises ces glossines, qui ne vivent pas comme *Gl. fusca* et *Gl. palpalis* sous le couvert d'une végétation boisée plus ou moins dense ; il y aurait là, une influence directe du climat et de l'habitat sur le déterminisme des caractères spécifiques de coloration des glossines, qu'il est d'autant plus intéressant de mettre en évidence que, comme on le sait, ces caractères constituent les seules bases actuellement permises à la Systématique, dans ce groupe de Diptères.

Modifications de la nervation. — Bien que l'observation suivante n'ait pu porter que sur un seul sujet, et tout à fait par hasard, il est intéressant de la mentionner, en raison de l'orientation qu'elle permet d'entrevoir pour les recherches expérimentales, et de ses conséquences théoriques.

On sait que la nervation alaire des Glossines est constituée sur un mode assez différent de celui que l'on rencontre chez tous les autres Stomoxydes francs.

Dans le genre *Glossina* (fig. 108, I) la quatrième Longitudinale présente une incurvation à concavité externe, très caractéristique, au niveau de la Nervure Transverse antérieure (*a*), et une autre à la pointe de l'aile, qui redresse en coude très marqué vers la Costale, la partie distale de la nervure au delà de l'articulation de la Transverse postérieure. Ces deux courbures sont très caractéristiques du genre, ainsi que l'aboutissement sus-apical de la Costale et des Longitudinales 3 et 4. Si l'on considère, au contraire, quelque autre genre de Stomoxyde : *Stomoxys*, *Lyperosia*, *Haematobia*, par exemple, on trouve toujours, à part quelques modifications de détail, une disposition des nervures comparable à celle qui est figurée en III. La quatrième Longitudinale est simplement un peu incurvée vers la pointe, et sa terminaison à la côte est sous-apicale. De plus la Transverse antérieure (*a*) est beaucoup moins oblique que chez *Glossina*. De telles différences dans les caractères de la nervation, sont suffisamment importantes pour permettre d'envisager, avec la plupart des auteurs, le genre *Glossina* comme occupant une place à part dans la série des Stomoxydes, indépendamment d'autres caractères.

En étudiant les ailes d'une *Gl. palpalis* éclosée au laboratoire et qui avait été soumise à l'état de pupes à une température de 30 à 33° C. le jour seulement pendant douze jours, nous avons pu relever sur cet exemplaire unique une variation très singulière de la nervation (fig. 108, II). On voit en effet que, si le coude apical de la quatrième Longitudinale n'est pas modifié, le coude antérieur a changé complètement d'aspect et de signification. Une nervure Transverse (*a'*) légèrement oblique en arrière, s'étend en droite ligne, depuis une courte Transverse antérieure (*a*) jusqu'à la branche horizontale de la quatrième Longitudinale. L'articulation s'effectue à angle droit. De plus, la quatrième Longitudinale dépasse légèrement le point d'aboutissement de la Transverse *a* et se perd brusquement, formant un tronçon dont la longueur est à peu près la même que celle de cette dernière. Par contre, la Transverse postérieure *b*, qui est normalement simple, se trouve partagée chez notre exemplaire en deux parties, par le point d'aboutissement d'un autre court tronçon-longitudinal, situé dans le prolongement du précédent. Enfin la nervure Transverse *a*, comparée à *a* dans la figure I, a considérablement diminué d'importance. Elle ne représente plus que la base, légèrement épaissie au contact de la troisième Longitudinale, de la nervure qui formera le coude apical.

La disposition constatée est strictement la même sur les deux ailes, avec cependant une légère saillie de la Transverse *a* sur l'aile droite au-dessous du point d'articulation avec le tronçon horizontal de la quatrième Longitudinale. Sur l'aile gauche l'articulation est très régulière.

Comment faut-il interpréter cette curieuse variation ?

Remarquons d'abord que la flexion caractéristique de la nervure longitudinale vers la Transverse antérieure s'est complètement détruite. La nervure tend à se prolonger directement jusqu'à la Transverse postérieure *b*. On saisit très nettement les deux vestiges vers *a* et vers *b* d'un tronc longitudinal unique. Dans ces conditions il

est manifeste que la portion *b* de la Transverse postérieure devient à elle seule l'équivalent de la Transverse *b* des *Stomoxes*.

D'autre part la Transverse *a'* est une nervure nouvelle, indépendante de la Transverse *a* des Glossines normales, qui, représentée par le court tronçon *a*, chez notre *mutant*, n'a plus qu'une valeur secondaire. Si l'on raccorde vers *a'* et *b* les deux tronçons de la quatrième Longitudinale, et si l'on supprime par contre, la partie supplémentaire de cette nervure, comprise entre *a* et *b'* (fig. 108, 4) on voit que la disposition fondamentale des Stomoxydes reparaît complètement.

La seule différence essentielle, tient à ce que l'aboutissement des nervures 3 et 4,

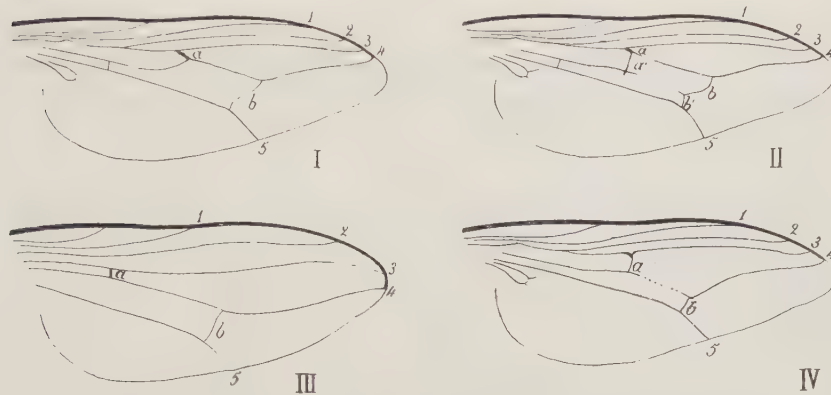


Fig. 108. — Disposition comparée des nervures de l'aile chez les Glossines et les Stomoxes.

I, Glossine normale ; II, Glossine soumise à l'état de pupa à la température diurne de 30-33° pendant 12 jours ; III, *Stomoxys calcitrans* ; IV, reconstitution théorique de la nervation primitive des Glossines, en partant de la variation II ; 1, 2, 3, 4, 5, chiffres respectifs des Longitudinales ; la Costale se termine en 4 ; *a*, transverse antérieure ; *b*, transverse postérieure ; *a'*, tronçon individualisé de la transverse antérieure, masqué chez les Glossines normales ; *b'* tronçon de la transverse postérieure équivalent à *b* des Stomoxes.

étant reporté vers la partie sus-apicale de l'aile, un coude marqué subsiste pour cette dernière au niveau de la Transverse *b*, qui permet d'expliquer d'ailleurs le faible développement de cette nervure.

Cette anomalie intéressante, apparue chez une Glossine soumise à la limite des influences thermiques tolérables, peut être interprétée dans le sens d'une *mutation hypotypique*. On voit s'inscrire sur les ailes de la mouche, à côté des caractères récents du type *Glossina*, les caractères anciens de la nervation des *Stomoxes*.

Tout porte à croire que c'est bien l'action d'une température anormale qui a suscité des perturbations semblables, du type régressif, chez notre Glossine, en entravant le développement normal des ailes. Ces organes étaient, en effet, incomplètement étalés à la pointe et la mouche pouvait difficilement en faire usage.

La disposition des nervures caractéristiques, est si constante chez les Glossines, qu'on est nécessairement amené à penser à une malformation provoquée par les conditions de l'expérience. La Glossine mère était normale ; il aurait été intéressant de comparer la nervation des Glossines sœurs de la précédente, qui ont été soumises à

des actions thermiques différentes ; mais nous n'avons pu le faire. Il est permis d'attendre de l'expérience des résultats intéressants dans ce sens ; mais toute conclusion dans les conditions de notre observation serait prématurée.

On peut cependant, en se plaçant au seul point de vue des données morphologiques, comprendre d'après la disposition réalisée chez notre Glossine, les particularités de l'aile normale du genre de la façon suivante :

1° La Transverse antérieure *a* des Glossines normales ne représente qu'une partie de la Transverse *a* des *Stomoxes*. La portion principale de cette nervure doit être cherchée dans cette partie incurvée qui est rapportée d'ordinaire à la quatrième Longitudinale, et qui est en réalité l'équivalent d'une deuxième partie *a'* de la Transverse ;

2° Le tronçon de la quatrième Longitudinale compris entre *a* et le point d'insertion de la Transverse postérieure *b*, représente un tronçon secondaire, surajouté, qui n'appartient pas en propre à la quatrième Longitudinale. C'est l'apparition de cette nervure nouvelle s'insérant directement sur la Transverse antérieure qui a déterminé mécaniquement la déformation de cette nervure, et sa division en deux parties *a* et *a'*. La partie *a* placée dans le prolongement exact du tronçon longitudinal nouveau, paraît en représenter la base et appartenir directement à cette dernière ; la portion incurvée correspondant à *a'* s'est placée de même en continuité directe avec la quatrième Longitudinale ;

3° La Transverse postérieure *b* est également formée de deux parties de valeur différente ; l'une correspond à la Transverse primitive, l'autre à une partie de la quatrième Longitudinale comprise entre le point d'aboutissement ancien de cette nervure et le point d'insertion actuel de la nouvelle nervure supplémentaire.

On peut concevoir d'ailleurs que cette dernière, qui s'est substituée à la portion de la quatrième Longitudinale entre *a* et *b*, a pu apparaître par mutation brusque et se maintenir sous les influences combinées de la sélection et de l'hérédité. Les recherches récentes de DELCOURT (1909) sur les variations brusques des nervures des *Drosophiles* autorisent cette manière de voir.

Moyens de destruction des Glossines

a) Ennemis naturels

En raison même de la forme particulière de leur mode de reproduction, les Glossines, à l'état larvaire, peuvent échapper aisément aux attaques des animaux prédateurs.

La faible durée de leur vie libre, leur habileté à se dissimuler à la faveur des moindres fissures, dans le sol ou sous les écorces, assurent dans une large mesure la phase la plus critique de leur existence. Les pupes elles-mêmes, sont bien protégées ; cependant HODGES (1909) mentionne la découverte faite par BAGSHAWE, sur les parois de certaines pupes, de petits orifices produits par des insectes entomophages.

Les mouches adultes semblent pouvoir être plus facilement la proie, tout au moins de quelques arthropodes chasseurs.

D'après les renseignements qui ont été fournis au D^r LEBŒUF, par un observateur digne de foi, une sorte de grosse guêpe, de couleur jaune verdâtre, viendrait fréquemment s'emparer des Glossines lorsque, gorgées de sang, elles se posent alourdies sur le bord des embarcations le long des rivières, ou sur les tas de bois qui servent à la chauffe des vapeurs. Nous n'avons jamais été témoin du fait, mais on reconnaît aisément, à la description, qu'il s'agit là, fort probablement, d'un hyménoptère de la tribu des *Bembex*. On sait en effet, que ces Fouisseurs alimentent leur larves de proies paralysées, qui sont exclusivement des Diptères, et beaucoup s'attaquent à des Diptères piqueurs. Ainsi *B. bidentata* V. d. L. d'après FABRE (1879) capture surtout des Taons ; *Bembex oculata* des Stomoxes, que *B. rostrata* ne dédaigne pas non plus (BOUVIER, 1901).

Les araignées peuvent également faire leur proie des Glossines. Nous avons plusieurs fois assisté à la capture de ces mouches par certaines errantes de la famille des Pisauridæ, appartenant au genre *Dolomedes*¹, qui vivent au bord des cours d'eau sur les plantes aquatiques et y chassent les Diptères et les Névroptères.

Les fourmis, qui sont légions dans la grande végétation des endroits humides en Afrique, sont à compter parmi les ennemis probables les plus dangereux de la *G. palpalis*.

1. Nous devons ces renseignements à l'obligeance de l'éminent arachnologiste M. Simon.

Très souvent, nous avons pu voir nos mouches en cours d'élevage au laboratoire, attaquées et détruites par des cordons d'une petite espèce de fourmis, la *Pheidole megacephala* F. Ces petites fourmis se cramponnent énergiquement aux pattes et aux ailes des Glossines, les entraînent et ne tardent pas à les faire périr.

Il est probable que dans la nature, le fait peut aussi se produire, car on capture quelquefois des Glossines, qui traînent avec elles de petites fourmis, fixées énergiquement par leurs mandibules et qui n'ont point voulu lâcher prise. Les mouches peu actives, immobilisées par un état de gestation avancée, ou par une prise de sang considérable, se trouveront livrées aisément aux atteintes de ces féroces petits insectes.

Dans les gîtes de la *palpalis*, nous avons observé souvent, au début de la saison des pluies, l'existence d'un coléoptère prédateur la *Cicindela interrupta* Fabr.

Cette Cicindèle est très abondante dans la grande végétation forestière du bord des eaux, de novembre à janvier. Dans la nature, nous n'avons jamais assisté à la capture des Glossines par elle ; mais son agilité, la sûreté et la rapidité de son vol doivent faire de cet insecte, à l'occasion, un ennemi redoutable.

Comme on le voit, les faits manquent encore pour étayer ce chapitre particulier de l'histoire des Glossines ; au surplus, il est probable que les ennemis attitrés de ces mouches sont peu nombreux, car il leur est facile d'échapper par leur vol aux attaques des prédateurs.

On ne connaît encore, non plus, aucun parasite animal ou végétal jouant un rôle pathogène déterminé, à l'égard de ces insectes. Souvent, le tube digestif des mouches capturées à l'état libre est envahi par des bactéries, comme l'ont constaté STUHLMANN (1907) et MINCHIN (1908) ; l'infection s'est montrée surtout intense chez les jeunes Glossines issues des pupes, dans le cours de nos élevages. Mais ce parasitisme microbien ne semble pas exercer sur les mouches d'influence nuisible.

b) Destruction par l'homme

Le Débroussaillage

Si les ennemis naturels des Glossines paraissent peu nombreux, si par suite il est impossible à l'homme de s'assurer, pratiquement, le concours d'animaux insectivores, d'insectes prédateurs, de parasites végétaux, pour entreprendre contre ces dangereux insectes une lutte efficace, on pourra par contre, espérer trouver dans une modification convenable des conditions de gîtes de la *palpalis*, un procédé de destruction rationnel et sûr.



Fig. 409. — Gîte du ruisseau de la Glacière à Brazzaville. Première attaque de débroussaillage.

Cette notion découle directement des données biologiques que nous nous sommes efforcé de mettre en évidence, dans les pages qui précèdent. Le *débroussaillage* a été proposé par bien des auteurs, comme le plus sûr moyen d'action prophylactique contre les Glossines. Ce terme, en lui-même, n'a pas de signification bien précise : si on l'applique aux gîtes de la *G. palpalis* il faut l'entendre comme synonyme de *déboisement* partiel. Dans ces conditions, l'*éclaircissement* des gîtes par un déboisement ménagé est, en effet, la seule mesure qui s'impose comme susceptible de modifier défavorablement pour la mouche, les conditions d'humidité et de température qui lui sont nécessaires. En vertu de ce que nous avons dit, toute attaque, même légère, de la grande végétation des gîtes, qui permettra l'accès des rayons solaires jusqu'à la surface du sol, aura une influence néfaste, aussi bien sur les adultes que sur les pupes. Il suffit, pour s'en convaincre, d'examiner les tableaux suivants qui portent le relevé comparatif des températures du sol, en surface, et dans les parties plus ou moins éclaircies des gîtes de Brazzaville. Ces températures ont été prises dans les gîtes de la figure 79 et des figures 109 et 110.

1. Gîte dit « du Ruisseau Nord du Laboratoire »¹
(voir fig. 79 et 110)

Température du sol dans la région éclaircie du gîte (fig. 110)	Température du sol dans la région non éclaircie du gîte (fig. 79)
---	--

A. — 16 janvier, 2 heures soir. Température de l'air : 27° C. Pas de soleil

Profondeurs	Températures	Profondeurs	Températures
Centimètres	Degrés C.	Centimètres	Degrés C.
20.	26°	20.	24°
15.	27	15.	24,4
10.	27,6	10.	25,1
5.	28,6	5.	25,2
3.	28,9	3.	25,3

B. — 22 janvier, 3 heures soir. Température de l'air 28°5. Soleil

20.	27°	20.	24°5
10.	31,2	10.	24,8
5.	34	5.	25
3.	34,8	3.	25,1

1. Toutes ces températures ont été prises pendant des jours de chaleur normale, et, pour les parties éclaircies, dans des endroits où le soleil ne pouvait avoir accès que pendant une faible partie de la journée seulement.

C. — 23 janvier, 2 heures soir. Température de l'air 32°C. Soleil ardent

Terrain complètement découvert		Terrain boisé mais éclairci		Terrain couvert	
Profondeurs	Températures	Profondeurs	Températures	Profondeurs	Températures
Centimètres	Degrés C.	Centimètres	Degrés C.	Centimètres	Degrés C.
20.	28°	20.	26°,5	20.	25°,2
10.	38	10.	32	10.	25,2
5.	40,9	5.	37,2	5.	25,4
3.	46	3.	42,5	3.	25,6

2. Gîte dit « de la Glacière » (voir fig. 109)

Température du sol
dans la région éclaircie du gîte

Température du sol
dans la région non éclaircie du gîte

A'. — 16 janvier, 2 h. 1/2 soir. Température extérieure 27°.
Pas de soleil

Profondeurs	Températures	Profondeurs	Températures
Centimètres	Degrés C.	Centimètres	Degrés C.
20.	26°	20.	25°
10.	27,8	10.	26
5.	28,5	5.	26,5
3.	28,8	3.	26,7

B'. — 22 janvier, 3 h. 1/2 soir. Température de l'air 28°5

20.	26,2	20.	24,8
10.	29	10.	25
5.	32,8	5.	25,1
3.	33	3.	25,4

C'. — 23 janvier, 3 heures soir. Température de l'air 32°C.

20.	27,8	Températures à toutes profondeurs n'atteignant pas 26°.
10.	31	
5.	35,2	
3.	39,5	

Ces tableaux montrent, que même aux heures les plus chaudes de la journée, la température du sol, dans l'épaisseur des gîtes, reste constamment voisine de 25° C.

Au contraire, dans les zones éclaircies les températures critiques de 28 ou 30° C. sont atteintes très aisément, et, à plus forte raison les températures radicalement nocives, aux endroits où viennent filtrer les rayons solaires. Les conditions hygrométriques, on le conçoit, se trouveront modifiées également, d'une façon non moins sensible, dans les mêmes circonstances.

L'efficacité du déboisement partiel des gîtes pour amener la disparition des Glossines, nous a été démontrée de la manière la plus nette à Brazzaville. A une centaine de mètres du laboratoire se trouvait un gîte, dont les Glossines parvenaient journellement jusque dans l'intérieur des bâtiments. Après un éclaircissement ménagé dans les conditions représentées par la figure 110, les mouches disparurent complètement. Il y a donc là, des indications assez nettes, sur la façon dont doit être entreprise une telle mesure prophylactique, pour qu'elle puisse aboutir à un résultat certain (voir fig. 108 et 109).

La lutte contre la *palpalis* par le déboisement des gîtes, est évidemment impossible à réaliser sur de vastes étendues. Il en est de même, d'ailleurs, de toute autre mesure qui viserait au même but, telle que la destruction du gros gibier, ou des animaux qui servent à la nourriture de la mouche ; mais on pourra utilement restreindre la tâche, en tenant compte des particularités que nous avons signalées dans la biologie de l'insecte ; il conviendra, en particulier, de surveiller étroitement les zones fréquentées par l'homme ou les animaux domestiques, où les mouches peuvent se cantonner d'une manière élective. Dans la lutte prophylactique contre la maladie du sommeil, c'est notamment vis-à-vis des gîtes au voisinage de l'homme, comme on le conçoit aisément, que devront porter les efforts. Nous bornerons ici ces indications théoriques, laissant à la pratique le soin de déterminer d'une façon plus précise, les surfaces utiles de déboisement, qui seront nécessairement variables suivant les cas particuliers.

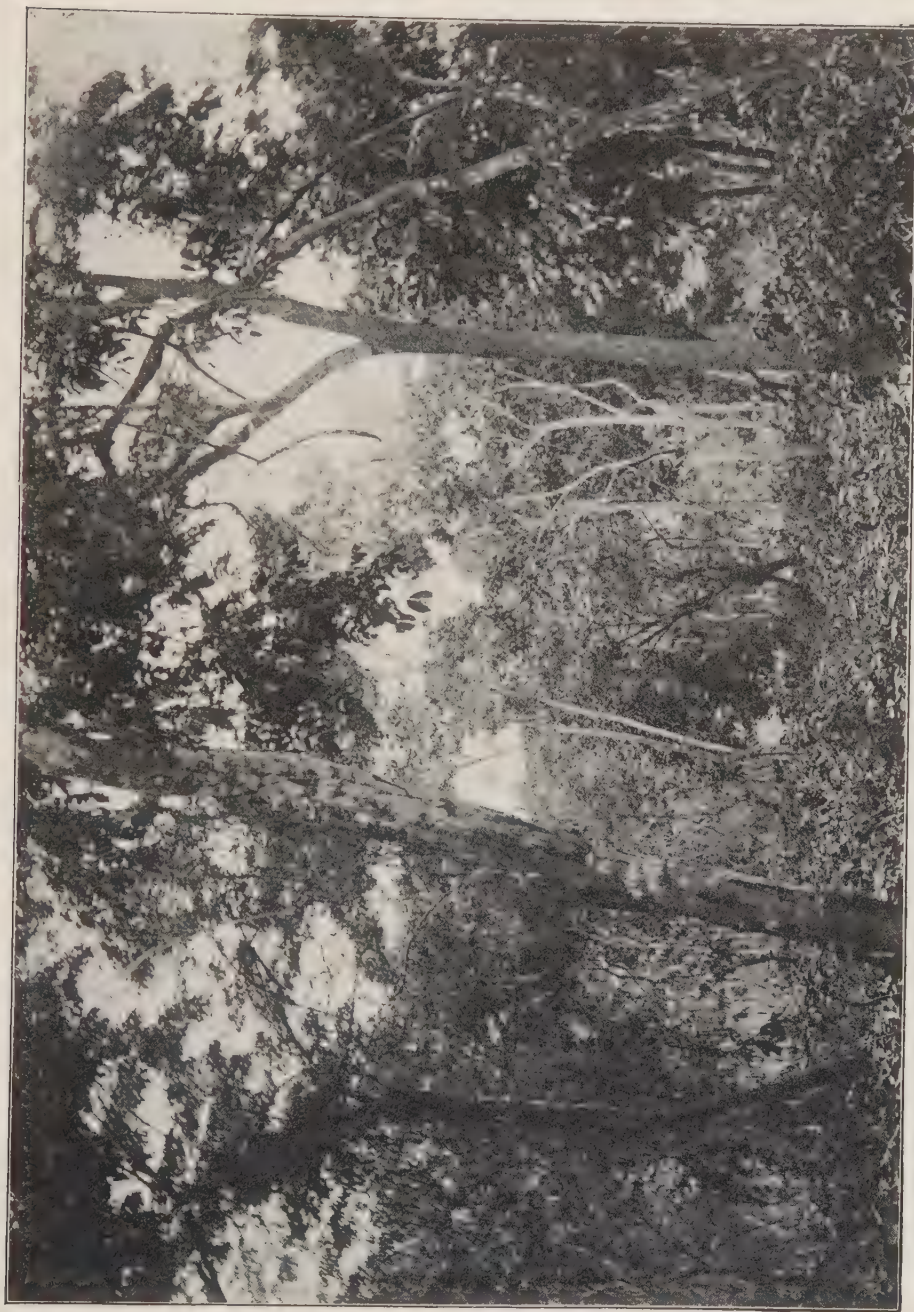


Fig. 110. — Gîte à *Glossina palpalis*. Déboisement utile.

DEUXIEME PARTIE

LES
TRYPANOSOMES PATHOGENES
ET LA
GLOSSINA PALPALIS

Historique

Le rôle pathogène des mouches tsétsé, vis-à-vis du bétail, est connu depuis fort longtemps. AUSTEN dans sa *Monographie* classique, a réuni sur ce sujet les documents bibliographiques les plus complets. Nous nous bornerons à résumer d'après eux, les principales étapes qu'a parcourues la question dans le domaine scientifique, avant les recherches fondamentales de D. BRUCE en 1895.

Les premiers observateurs avec J. BRUCE en 1813, WESTWOOD en 1850, ARNAUD, DE LA ROQUETTE en 1852, crurent tout d'abord à l'inoculation banale d'un venin par l'insecte. En 1857 LIVINGSTONE, qui a si bien décrit les mœurs de la mouche et les effets de ses piqûres sur l'homme et les animaux domestiques, écrivait « The poison-germ contained in a bulb at the root of the proboscis, seems capable, although very minute in quantity, of reproducing itself... ». Comme le fait observer AUSTEN, il est évident que LIVINGSTONE supposait l'existence d'une glande venimeuse située dans le *bulbe* à la base de la trompe. MÉGNIN, en 1875, déclare que les mouches transportent un virus, et en 1879 J. J. DRYSDALE émet nettement l'opinion que la tsétsé peut être l'hôte intermédiaire de quelque parasite du sang. Il ne lui semble pas probable, en effet, que le venin qu'elle inoculerait en si petite quantité puisse causer la mort de grands animaux. En 1883 SCHOCH parle du transport d'un corps venimeux analogue à une bactérie. Enfin, LABOULBÈNE, en 1888, exprime l'idée que la tsétsé n'est pas venimeuse par elle-même ; mais qu'elle véhicule avec sa trompe des matières septiques puisées sur des animaux malades et qu'elle communique à d'autres bien portants.

Les magistrales recherches de D. BRUCE sur le Nagana du Zouloulund, sont venues éclairer d'un jour tout nouveau, en confirmant ces premières hypothèses, le rôle étiologique des mouches tsétsés. Le savant anglais, en même temps qu'il découvrait l'agent pathogène de la maladie le *Trypanosoma Brucei*, Pl. et Br., montrait, par une série d'expériences devenues classiques, que la *G. morsitans* jouait un rôle particulier et spécifique dans la transmission de ce parasite.

Des mouches nourries sur des animaux infectés, conservaient leur pouvoir pathogène, jusqu'à 24 et 48 heures plus tard, jamais plus. Conservées en captivité pendant plusieurs jours, elles n'infectaient plus les animaux. « Pourquoi en est-il ainsi, c'est jusqu'à présent un mystère et il faut souhaiter que quelque découverte fasse la lumière sur ce point. Peut-être quelque particularité anatomique de la tsétsé la rend-elle

capable d'agir comme convoyeur, peut-être quelque stade inconnu du cycle évolutif du parasite est-il associé avec cette espèce particulière de mouche » ¹. Dans son premier mémoire, BRUCE tend plutôt à considérer les Glossines comme de simples vecteurs d'un type particulier, plutôt que comme de véritables hôtes intermédiaires. Il reconnaît que le sang à Trypanosomes d'un animal nagané, après dessiccation sur des fils, est encore infectieux, quoique exceptionnellement, 24 heures après, jamais plus tard ; qu'en revanche, le sang gardé aseptiquement en milieu humide, conserve encore son pouvoir infectant au bout de quatre jours. Il suppose alors que la trompe des Glossines, empêchant jusqu'à un certain point le sang de se dessécher, peut arriver ainsi à conserver le pouvoir infectant des parasites jusqu'à 48 heures, c'est-à-dire jusqu'à une durée intermédiaire entre celle du sang desséché et celle du sang liquide.

Le retentissement des recherches de BRUCE ne devait pas tarder à susciter d'autres hypothèses et d'autres expériences sur le rôle des Glossines dans la transmission des principales trypanosomiasis africaines et en particulier de la Maladie du sommeil.

Déjà en 1898 J. BRAULT exprimait l'opinion que la Maladie du sommeil était une maladie à protozoaires produite par des trypanosomes, et transmise par les tsétsés. Aussitôt après l'importante découverte, faite par CASTELLANI et BRUCE en 1903, d'un trypanosome chez des sujets atteints de cette affection, BRUMPT (1903) et SAMBON (1903) émettaient indépendamment l'un de l'autre, et à peu près en même temps, l'idée que ce parasite, reconnu plus tard identique au *T. gambiense* de DUTTON, était également convoyé par une Glossine. La même année, BRUCE, en collaboration avec NABARRO et GREIG, membres de la mission anglaise de la maladie du sommeil dans l'Ouganda, établissait par la première série des expériences qui aient été faites sur ce sujet, que des *Glossina palpalis* ayant sucé au préalable le sang des malades, transmettaient l'affection à des singes, jusqu'à 48 heures après leur repas infectant.

Une carte jointe à ce rapport montrait qu'il existe un parallélisme étroit entre la zone de distribution des *Glossina palpalis* dans l'Ouganda, et celle de la maladie du sommeil. On pouvait, dès lors, en conclure que cette Glossine avait un rôle de choix dans la transmission de cette trypanosomiasis. Des faits nombreux, recueillis dans le même ordre d'idées par les différentes missions, anglaises, belges, allemandes et françaises qui se sont succédées en Afrique depuis 1903, n'ont pas tardé à transporter la question, on peut le dire, dans le domaine classique.

En même temps, les expériences se poursuivaient, montrant que *G. palpalis* ou d'autres espèces pouvaient convoier différents types de trypanosomes pathogènes pour les animaux, après un laps de temps relativement considérable. GREIG et GRAY (1905) démontraient, par une longue et patiente série d'expériences qui ont duré plusieurs mois, que la même Glossine (*G. palpalis*) pouvait transmettre après un intervalle de 6 ou 24 heures, deux trypanosomes différents du bétail, alors que les Stomoxes, pourtant si voisins zoologiquement des Glossines, étaient incapables de le faire. En 1906, CAZALBOU infectait des animaux avec des *G. palpalis* capturées dans la nature et gardées à jeun depuis plus de trois jours. En 1907, PH. ROSS constatait de même, que des *G. pallidipes* spontanément infectées à l'état sauvage, pouvaient par leurs piqûres inoculer

1. BRUCE, *loc. cit.*, p. 5. EX. LAVERAN et MESNIL, 1904, p. 159.

directement un virus à des singes. La même année, DUTTON, TODD et HANINGTON, BOUËR et nous-même, dans des expériences différentes, réalisons avec la *palpalis* la transmission de virus divers, après des intervalles de 24 ou de 48 heures entre les piqûres sur l'animal infecté et sur l'animal sain, au laboratoire.

Si, par la voie expérimentale, s'affirme ainsi d'une manière indiscutable le rôle particulier joué par les Glossines dans l'étiologie des trypanosamiasés, l'explication scientifique de ce rôle ne progresse pas de la même manière, et à la suite des faits acquis de natures diverses, des conceptions différentes se font jour sur cette question.

La comparaison qui pouvait s'établir, tout d'abord, entre le rôle des Glossines vis-à-vis des trypanosomes pathogènes et celui des Anophèles dans la transmission du paludisme, éclairé par les belles recherches de ROSS et de GRASSI, n'a pas fixé longtemps l'attention. BRUMPT, en 1903, exprimait en effet l'idée, qu'en raison de la période relativement courte du pouvoir infectant des Glossines, on ne pouvait voir d'analogies entre leur action spécifique et celle des Moustiques. BRUCE, sans avoir résolu le problème de l'évolution des trypanosomes chez *G. morsitans*, abandonnait ces recherches avec l'espoir qu'un nouvel observateur y puisse faire plus de lumière; mais en 1904 il prononçait et écrivait cette phrase : « En toute probabilité quelque développement a lieu, mais je n'ai pas d'hésitation en avançant qu'on trouvera un développement, tout à fait différent de la métamorphose que l'on a supposée, et qui existe dans le cas du parasite malarique et du moustique¹ ».

Cette même année, SCHAUDINN publie son mémoire sensationnel sur les « Alternances de générations et les changements d'hôte, chez *Trypanosoma* et *Spirochæte* ». Il montre comment chez le moustique, certains hématozoaires endoglobulaires de la chevêche peuvent, à la suite d'une évolution particulière, compliquée de phénomènes sexuels, donner naissance à de véritables trypanosomes et même à des spirochètes. De plus, en 1905, PROWAZEK s'efforce de suivre l'évolution sexuée du *T. Lewisi* du sang des rats, dans le tube digestif de leurs poux (*Hæmatopinus spinulosus*). Il décrit des phénomènes de copulation avec une différenciation des formes de trypanosomes en gamètes mâles et femelles. Ainsi, à la suite de ces études, semble pouvoir être reprise l'idée d'un développement sexué des trypanosomes dans l'intestin des mouches tsétsé.

C'est en effet dans cette direction, que sont poursuivies, presque en même temps, les études de NABARRO et GREIG (1905), et surtout GRAY et TULLOCH (1905), KOCH (1905, *a* et *b*) sur l'évolution, dans le tube digestif des Glossines, de différents types de trypanosomes. Ce dernier auteur en particulier (1905, *b*) s'efforce de définir une différenciation de nature sexuelle, parmi les formes de flagellés qu'il observe à l'état naturel chez certaines glossines, et qu'il rapporte à *T. Brucei* et *T. gambiense*. L'existence de ces parasites, en très grande abondance, dans l'estomac de mouches complètement vide de sang, l'amène à croire, d'une manière formelle, à l'existence d'une évolution réelle des trypanosomes chez les Glossines.

¹ Congrès de la British med. Ass. : *British med. Journal*, 29 août 1904. Ex. Bull. I. Pasteur, 1904, p. 864, analyse par MESNIL.

En 1906 MINCHIN, dans l'Ouganda, en collaboration avec GRAY et TULLOCH, établit que les trypanosomes étudiés l'année d'avant par ces derniers, qui les avaient rapportés à des stades d'évolution de *T. gambiense* chez *G. palpalis*, sont en réalité des « trypanosomes sauvages », qui n'ont rien de commun avec ce virus et parasitaient antérieurement les mouches. Cependant, il arrive à suivre, dans l'intestin de mouches infectées avec certitude au laboratoire, un début de développement caractérisé par une différenciation sexuée des parasites. La même année, NOVY s'applique à montrer que les parasites, vus par GRAY et TULLOCH et par KOCH dans l'intestin des Glossines, représentent de simples flagellés naturels inoffensifs, analogues à ceux qu'il rencontre chez les Moustiques et qui n'ont rien de commun avec les parasites du sang, qui, d'après lui, ne se multiplient pas dans l'intestin des mouches. Il donne en faveur de cette idée plusieurs arguments, dont les principaux sont : La grande dimension de ces trypanosomes comparés à ceux du sang ; leur présence chez des mouches qui n'ont pas sucé de sang infecté ; l'échec des inoculations de tels parasites aux animaux sensibles.

MINCHIN, GRAY et TULLOCH ne sont pas arrivés à déterminer d'infection chez les animaux de laboratoire, par les piqûres de mouches nourries depuis un certain temps sur les porteurs de virus. Par contre, ils obtiennent des résultats positifs en portant les mouches, sans intervalle, directement de l'animal malade à l'animal sain.

Aussi pensent-ils que, malgré ce début d'évolution constaté, les Glossines ne jouent qu'un rôle de vecteurs mécaniques ; elles n'agissent pas comme des hôtes intermédiaires, au sens propre. De plus, elles ne sont pas capables de conserver d'une façon durable les parasites dans leur trompe, puisque, si on leur fait piquer successivement deux animaux sensibles immédiatement après un commencement de repas sur le porteur de virus, le premier animal, seul, s'infecte : les mouches qui ont nettoyé leur trompe en piquant celui-ci, ne contaminent pas le second.

Tous ces faits, joints à l'absence de toute périodicité dans le pouvoir infectant des Glossines, portent donc ces auteurs à penser que le rôle de ces mouches se réduit à celui de vecteurs purement mécaniques, agissant par inoculation directe.

NOVY (1907) émet une manière de voir à peu près semblable. Pour cet auteur, les Glossines ne sont que des hôtes passifs. Les trypanosomes pathogènes ne paraissent pas capables de se « cultiver » longtemps dans le tube digestif des mouches ; la transmission de ces parasites n'est possible que grâce aux trypanosomes ingérés par les mouches avec le sang de l'hôte, et qui sont demeurés inaltérés dans leur tube digestif.

Comme le pouvoir infectant des Glossines disparaît très vite, il est naturel de penser que cette disparition est liée à la digestion complète du sang, et avec lui des parasites que les mouches ont absorbés. Les mouches ne seraient infectieuses que dans la mesure où les trypanosomes peuvent résister à l'action des sucs digestifs.

La théorie de la transmission directe est reprise par SALVIN MOORE et BREINL sur d'autres arguments. Ces auteurs, dans trois mémoires successifs parus en 1907 et 1908, étudient avec une technique spéciale la cytologie des trypanosomes du sang, en particulier de *T. gambiense*. Ils arrivent à reconnaître dans le sang du mammifère, certains rapports entre le centrosome et le noyau, qu'ils interprètent comme des copulations d'un type spécial, et mettent en évidence l'existence, chez l'hôte vertébré, d'un véritable cycle évolutif des parasites. Ils pensent alors que, chez les insectes con-

voyeurs, il ne se passe rien de plus, et s'appuient pour émettre cette manière de voir sur le cas de la dourine qui se maintient indéfiniment chez l'hôte mammifère sans le secours d'aucun hôte intermédiaire. Un autre argument leur est fourni, en ce qui concerne le *T. gambiense*, par le caractère pour ainsi dire exceptionnel des résultats positifs de transmission de ce virus, par l'intermédiaire des Glossines.

On voit donc que, dans cette conception, le rôle des Glossines n'apparaît plus comme véritablement d'ordre spécifique. Il n'intervient plus comme nécessaire, dans le cycle de vie des trypanosomes, qui deviennent d'une manière exclusive des parasites du sang des vertébrés.

Mais STUHLMANN (1907), poursuivant avec KUDICKE dans l'Afrique Orientale allemande des recherches déjà orientées par KOCH (1906), parvient à des résultats différents de ceux de MINCHIN, GRAY et TULLOCH. En opérant avec des *Gl. fusca* fraîchement issues des pupes, au laboratoire, et qu'il nourrit sur des animaux naganés, il obtient, en deux à quatre jours, chez 80-90 0/0 des mouches ainsi traitées, une multiplication intestinale intense de parasites. Cette infection, qui débute dans l'intestin postérieur, lorsque les mouches sont convenablement nourries, progresse vers l'intestin antérieur jusqu'au proventricule, mais seulement chez 10 0/0 des glossines. Là elle s'arrête, tout au moins chez les mouches qui sont infectées artificiellement. Mais dans la nature, il constate, ainsi que KOCH l'avait antérieurement signalé, que certaines glossines peuvent présenter des trypanosomes dans la cavité de la trompe; et les formes qu'on y rencontre se trouvent morphologiquement très différentes de celles de l'intestin; on peut, dans le proventricule, discerner un mélange de ces divers types de parasites de la trompe et de l'intestin, avec des stades de conjugaison.

Pour l'auteur allemand, ces faits témoignent nettement en faveur d'une évolution spécifique des parasites. L'infection débiterait par les parties reculées du tube digestif, parviendrait ensuite au proventricule où s'effectuerait la conjugaison. De là, les parasites qui en résultent, gagneraient la trompe pour être inoculés au vertébré. Il n'y aurait pas hérité de l'infection chez les glossines.

Tout récemment, KEYSSELITZ et M. MAYER (1908) ont revu des faits analogues, pour la même espèce de glossines et toujours dans des cas d'infection spontanée. Chez 4,6 0/0 des mouches, ils observent des trypanosomes dans le tube digestif; mais après un repas sur des animaux *sains*, cette proportion augmente et s'élève à 11,2 0/0. D'après ces auteurs, ce fait peut s'expliquer en admettant que les parasites, dans l'intervalle des repas, sont en période de repos, dissimulés dans la paroi intestinale pour entrer en multiplication active et repasser dans la lumière du tube digestif à l'arrivée du sang frais. Expérimentalement, KEYSSELITZ et MAYER ne sont pas arrivés à reproduire l'infection chez les glossines au laboratoire. En nourrissant des mouches sur des animaux porteurs de trypanosomes, la proportion d'infections constatées n'est que de 10,4 0/0, c'est-à-dire sensiblement la même que celle qui existe dans la nature. Aussi pensent-ils que *Glossina fusca* ne peut s'infecter qu'une fois seulement dans son existence, et que les mouches déjà contaminées dans la nature, ou qui l'ont été antérieurement, sont incapables de contracter d'infection au laboratoire.

Les différentes observations de KOCH, de STUHLMANN, de KEYSSELITZ et MAYER, tendent bien à montrer qu'un cycle de développement effectif, peut, tout au moins dans certaines conditions, se manifester chez les glossines.

Les belles recherches de BRUMPT sur l'évolution des trypanosomes de poissons chez les Hirudinées, semblent, d'autre part, légitimer parfaitement une telle conception. Déjà d'ailleurs, en 1902, LÉGER avait émis une hypothèse intéressante, s'appliquant au développement des trypanosomes de vertébrés dans l'intestin d'insectes piqueurs, et qui, dans le cas particulier, paraîtrait pouvoir également se rapporter aux glossines.

Dès 1902, en effet, LÉGER décrit, sous le nom de *Crithidia fasciculata*, un nouveau flagellé, à membrane ondulante rudimentaire, parasite de l'Anophèle, qu'il place entre le genre *Herpetomonas* (sens de Kent) et les Trypanosomes. Il émet alors l'intéressante idée qu'il pourrait y avoir une relation entre ce flagellé et les Trypanosomes du sang, et se demande si les *Crithidia* ne représenteraient pas un certain stade évolutif de quelque hématozoaire flagellé des vertébrés.

Cette idée a eu pour elle, dès le début, un appui très important dans les transformations morphologiques intéressantes que subissent, dans les cultures, les trypanosomes non pathogènes.

Les formes de culture ressemblent étroitement, ainsi que l'ont fait remarquer LAVERAN et MESNIL en 1904, aux *Herpetomonas* et aux *Crithidia* parasites des insectes, et comme on rencontre ces derniers parasites dans l'intestin d'insectes piqueurs, il est naturel de voir en eux un stade évolutif des trypanosomes du sang.

BRUMPT, en 1904, constate que, chez les sangsues, les trypanosomes du sang des poissons prennent une forme identique à celle des trypanosomes de culture. Il est, dès lors, convaincu que ces formes de culture représentent certainement le cycle évolutif qui doit se passer chez l'hôte intermédiaire. Appliquant cette idée aux glossines, il écrit :

« J'étais autrefois partisan du rôle purement mécanique joué par les glossines, et m'appuyant sur les expériences de Bruce, je les considérais seulement comme plus aptes que les autres mouches piqueuses à conserver longtemps les trypanosomes dans leur estomac. Actuellement, je suis bien convaincu qu'elles sont des hôtes intermédiaires comme les Hirudinées, et doivent conserver longtemps comme simples parasites intestinaux, des Trypanosomes passés peut-être à un état morphologique un peu différent. Ces parasites émigrent ensuite activement au moment de la piqûre par la trompe de la mouche comme chez les Hirudinées » ¹.

En fait, dans une série de notes importantes, en 1906, il montre nettement comment certaines sangsues agissent comme hôtes intermédiaires pour les trypanosomes des poissons d'eau douce. Il assiste à une évolution complète de *T. granulosum* chez l'*Hemiclepsis*, à des débuts d'évolution chez *Calobdella punctata*, *Hirudo troctina*, *Piscicola geometra*. L'évolution complète serait caractérisée d'abord par l'apparition de formes à centrosome antérieur au noyau (formes *Herpetomonas*), puis la réapparition au bout de 72 heures, de formes trypanosomes typiques qui gagnent activement la gaine de la trompe pour être inoculées.

1. C. R. Soc. Biol., 19 nov. 1904, p. 432.

Déjà, les observations de BILLET (1904), de LÉGER (1904, *a*) de KEYSSELITZ (1906) avaient attiré l'attention sur la multiplication intense des trypanosomes et des trypa-noplasmes de grenouilles et de poissons dans le tube digestif de certaines sangsues (*Helobdella algira*, *Piscicola geometra*). KEYSSELITZ avait étudié la question avec méthode, reconnaissant que beaucoup de sangsues étaient spontanément infectées à l'état libre, ce qui rendait difficile de réaliser en toute sécurité des expériences de laboratoire, et de savoir si les formes observées correspondaient bien aux formes de multiplication du flagellé que l'on voulait suivre, ou si ce n'étaient pas là plutôt, des parasites déjà existant chez la sangsue. C'est une cause d'erreur du même ordre qui se présente avec les glossines.

Tandis que ces auteurs n'avaient pas réussi à obtenir l'infection des poissons par les piqûres des sangsues infectées, BRUMPT y parvient facilement. Il démontre aussi, en 1907, que dans certains cas l'infection peut durer longtemps chez les Hirudinées et devenir héréditaire sans que le virus passe à l'hôte vertébré. C'est pour lui une démonstration très claire de cette idée, que les infections à trypanosomes sont des infections propres à l'hôte invertébré, qui ne sont que secondairement, et tout à fait accidentellement, transmises au vertébré par des piqûres. LÉGER, en 1904, était arrivé à la même conclusion à la suite de ses recherches morphologiques sur les flagellés du *Cobitis barbatula* et sur les parasites des Tabanides. « Les trypanosomes du sang écrivait-il (1904, *c*, p. 617), ne représentent qu'une adaptation partielle et secondaire, d'un parasite primitivement intestinal ou entérocoelomique d'invertébré ».

Ces observations et ces idées permettent une conception très particulière du rôle des glossines¹. Ces mouches agiraient comme hôtes intermédiaires typiques, dans l'évolution des trypanosomes pathogènes, mais d'une façon assez différente de celle que les découvertes de SCHAUDINN avaient laissé entrevoir. Les parasites, qui représenteraient avant tout des flagellés intestinaux des glossines, trouveraient dans l'organisme de ces mouches leurs conditions de vie normale et durable et ne seraient inoculés aux vertébrés sensibles que d'une manière secondaire et presque fortuite. Si la transmission héréditaire des virus à la descendance de ces mouches était démontrée, comme dans le cas des Hirudinées, on pourrait même dire, comme l'avait indiqué MESNIL (1905) à propos du Nagana, que la condition nécessaire et suffisante pour la conservation des trypanosomes dans une localité, serait les mouches tsétsé. A vrai dire, les recherches de BRUMPT paraissent autoriser pleinement cette manière de voir.

En 1908, MINCHIN, dans un travail définitif et très documenté sur ce sujet, passe en revue, d'une façon instructive et intéressante, l'ensemble des observations, des expériences et des théories relatives à l'évolution des trypanosomes chez les tsétsés. Il aboutit aux principales conclusions suivantes :

En Ouganda, *T. gambiense* commence un cycle de développement chez *Glossina palpalis*, mais sans le compléter. Le mode de transmission de la maladie du sommeil par la mouche, dans cette région, est *purement mécanique et direct*.

1. Les recherches récentes de KLEINE, parues au cours de l'impression de ce travail seront exposées et discutées plus loin.

Chez d'autres Diptères, on retrouve aussi un début de développement analogue, mais d'une durée plus brève que celui qui se passe chez *Glossina palpalis*.

Les observations et les expériences de KOCH, STUHLMANN et d'autres auteurs prouvent que *T. Brucei* accomplit un cycle de développement chez *Glossina fusca*.

Il est probable que *T. gambiense* possède aussi un cycle évolutif chez un hôte invertébré, et il est possible, en raison des observations de KOCH, que cet hôte soit aussi la *Glossina fusca*.

Enfin, l'observation faite par lui, en 1907, d'un phénomène d'enkystement chez *Trypanosoma Grayi*, parasite rencontré à l'état naturel chez *Glossina palpalis*, et dont il a fait une étude détaillée, l'amène à une théorie tout à fait spéciale. Les trypanosomes, qui seraient primitivement des parasites intestinaux de vertébrés, pénétreraient à l'état de kystes dans les voies digestives du vertébré (infection *contaminative*), puis de là, dans la circulation générale ; au moment des piqûres, les parasites parvenus dans l'intestin des glossines pourraient, soit remonter activement du côté de la trompe, et l'on aurait alors une infection *inoculative*, soit s'enkyster à nouveau dans les fèces et être rejetés au dehors. Ces deux modes d'infection pourraient se produire, d'ailleurs, simultanément.

L'historique que nous venons de faire, a pour but de montrer combien la question du rôle spécifique des glossines, vis-à-vis des trypanosomes pathogènes, est obscure. On voit par ce qui précède, à quelles conceptions différentes les auteurs ont dû s'arrêter, en raison de la multiplicité des faits acquis qui sont souvent contradictoires.

L'une des causes qui compliquent beaucoup ces catégories de recherches, tient à l'existence possible, dans l'intestin des mouches dont on fait usage, de flagellés d'infection naturelle qui gênent les observations et peuvent induire en erreur d'une manière regrettable. De là, en partie, les divergences des résultats des chercheurs. Il faut donc être en garde contre cette source d'interprétations erronées.

Nos études personnelles sur ce sujet ont été orientées, dès le début, dans une direction particulière par les belles expériences de BRUCE (1896). L'une d'entre elles surtout, sur laquelle MINCHIN (1908) a également attiré l'attention, méritait d'entrer en ligne de compte. C'est cette expérience célèbre dans laquelle des mouches capturées dans une localité infectée, à l'état libre, à l'aide d'un animal parfaitement sain, sont ensuite transportées dans une cage, sur un autre animal indemne de virus ; elles le piquent et lui transmettent l'infection.

Si les mouches ont agi comme de simples vecteurs mécaniques, par inoculation directe du sang virulent contenu dans leur trompe, elles auraient dû laver cet organe du virus qu'il contenait, au moment de leur capture sur le premier animal, et ne pas contaminer le second. Les expériences de MINCHIN, GRAY et TULLOCH (1906) montrent nettement, en effet, que lorsqu'on fait piquer une glossine sur un animal infecté, et qu'on la porte immédiatement après, successivement sur deux animaux neufs, le premier de ceux-ci s'infecte seul. La trompe se nettoie, à la première piqûre, des parasites qu'elle renfermait.

L'expérience de BRUCE indique manifestement, que le rôle des glossines n'est pas purement mécanique ; qu'il doit se passer dans leur organisme un véritable phéno-

mène d'évolution, à vrai dire d'une nature particulière, en raison de sa durée très faible, qui ne dépasse pas 48 heures.

D'un autre côté, il n'y a pas périodicité dans le pouvoir infectant des glossines. Les chances d'infection ne sont pas plus grandes après un intervalle de 8, 12 ou 24 heures, qu'au bout de 48 heures ; elles sont, au contraire, tout de suite beaucoup moins nombreuses que par les piqûres directes. Un processus spécial intervient donc, qui modifie, dès le début, d'une façon notable, la virulence des parasites chez les glossines, sans d'ailleurs l'accroître ultérieurement. Nous avons ainsi été amené à penser, que les tsétsés agissaient d'une façon très particulière sur les trypanosomes, qu'elles étaient certainement le siège d'un processus évolutif d'un type jusqu'alors inconnu, spécifique, qui permet de les envisager, sans conteste, comme des hôtes intermédiaires, jouant un rôle nécessaire, au moins dans le maintien à l'état endémique, des foyers de trypanosomiasés de l'Afrique du centre et de l'Afrique tropicale.

L'exposé qui va suivre de nos recherches sur cette question, sera partagé en deux parties. Dans la première, nous étudierons, au point de vue morphologique seul, les transformations subies par les trypanosomes dans l'organisme des mouches ; leur durée de résistance et leur destinée ; les rapports que présentent certains des phénomènes d'évolution constatés chez les glossines, avec ceux qui se passent pour des flagellés banaux de Diptères non piqueurs, en particulier ceux des *Pycnosomes* et des *Lucilies* du Congo. Nous essaierons de montrer ainsi comment doit être conçu le rôle des glossines, et les relations ancestrales qui existent entre ces mouches, et les agents redoutables des grandes trypanosomiasés africaines.

La seconde partie de l'étude sera consacrée aux expériences, aux essais de transmission par l'intermédiaire des glossines.

En raison de son importance, et malgré l'incertitude et l'imperfection encore très grandes de nos résultats, cette partie mérite de faire l'objet d'un chapitre spécial, où sera discutée la valeur relative, au point de vue étiologique, des données diverses de la morphologie.

Etude des Trypanosomes d'infection naturelle

Technique. — L'étude des trypanosomes dans l'organisme des glossines, doit toujours être précédée d'un examen prolongé des organes, à l'état vivant. La méthode des coupes ne nous a été dans nos recherches que d'une utilité très secondaire, et n'a guère été utilisée que pour vérifier l'absence de stades d'évolution intracellulaires, dans le tube digestif et dans les organes reproducteurs. Le procédé d'étude le plus courant, et qui nous a donné les meilleurs résultats, les moins sujets à des interprétations erronées, a consisté tout d'abord, en des dissections aussi minutieuses que possible, dans le sérum physiologique normal, des différentes pièces où nous suspicions la présence des parasites ; puis, dans l'observation microscopique de ces pièces à l'état frais. Ultérieurement, et seulement s'il y avait lieu de le faire, les préparations définitives étaient fixées et colorées. De cette manière, on peut avoir un contrôle nécessaire sur la réalité des phénomènes observés.

Pour les trypanosomes du tube digestif, l'addition de sérum frais à la préparation, suivant la méthode préconisée par GRAY et TULLOCH, est nécessaire, même lorsque les parasites se trouvent au milieu du sang fraîchement absorbé. En raison de la viscosité spéciale que prend rapidement le sang dans l'estomac, il convient de diluer légèrement la masse à l'eau physiologique, avant la fixation. Nous procédions, dans tous les cas, de la façon suivante. La masse liquide renfermant les trypanosomes, est diluée dans une ou deux gouttes de solution physiologique, puis étalée en couche très mince, à la pipette, sur une lame très propre. On dépose alors, à l'un des angles de la préparation, une ou deux gouttes de sérum frais d'un mammifère quelconque, et l'on incline la lame dans différents sens, de manière à ce que le sérum vienne couvrir toute l'étendue du frottis. On fixe 2 ou 3 minutes à l'état *humide*, aux vapeurs osmiques d'une solution à 1 0/0, puis on laisse sécher. Pour la coloration, le mélange de GIEMSA nous a rendu les plus grands services, surtout en brousse où l'emploi de l'hématoxyline ferrique n'est pas toujours facile. Les colorations obtenues par ce procédé sont très instructives. Avant de colorer il convient de laver la préparation à l'eau distillée.

Pour l'étude des trypanosomes dans la trompe, nous avons procédé de manière analogue. Nous donnons plus loin (p. 563) les détails techniques relatifs à cette étude

Historique. — La recherche des flagellés qui peuvent infecter naturellement les Glossines, doit être le prélude nécessaire de toute étude expérimentale sur l'évolution des trypanosomes chez ces mouches. Il est facile de concevoir, en effet, les erreurs regrettables qui pourront se produire, si l'on ne s'est pas appliqué à faire le départ entre les parasites ingérés par les mouches au laboratoire, et ceux qui les infectaient déjà antérieurement.

Les premières observations relatives à l'existence de parasites, du type des Trypanosomes, dans l'organisme des Glossines capturées à l'état libre, ont été faites avec certitude par GRAY et TULLOCH, en 1905. Pourtant, il est possible que les parasites déjà aperçus dans le tube digestif par BRUCE en 1903, chez *Glossina morsitans*, par BRUCE, NABARRO et GREIG (1903) chez *Glossina palpalis*, et décrits par eux comme relevant d'une infection expérimentale de ces mouches, aient été dans quelques cas des flagellés d'infection naturelle.

Les parasites intestinaux décrits par GRAY et TULLOCH, et qu'ils considéraient comme des stades d'évolution de *T. gambiense* chez *Glossina palpalis*, existaient chez 10 0/0 des mouches, qui avaient sucé 24 heures avant du sang infecté. Mais on les rencontrait aussi, dans la proportion de 80/0, chez les mouches de l'île inhabitée de Kimmi et chez 20/0 seulement des Glossines capturées à Entebbe. Ces trypanosomes « sauvages » mesuraient de 20 à 100 μ de long et se caractérisaient par la position du centrosome presque constamment antérieur au noyau. On les rencontrait au milieu du sang absorbé, dans toute l'étendue du canal alimentaire, parfois aussi dans les glandes salivaires.

La même année, KOCH (1905) trouve des parasites d'infection naturelle, qu'il rapporte à *T. gambiense* et *T. Brucei*, chez 58 *Glossina fusca*, 1 *morsitans*, et 1 *pallidipes*. Ces trypanosomes existent dans différentes parties du tube intestinal, en grande quantité dans le jabot, même à jeun. De plus, en comprimant le bulbe de la trompe, cet auteur parvient à faire sourdre un liquide clair qui s'échappe de la pointe de l'organe, et qui renferme un mélange de formes trypanosomes identiques à celles du sang et de formes particulières, à centrosome antérieur au noyau, qui rappellent les parasites décrits par GRAY et TULLOCH.

En 1906, NOVY fait l'étude de ces derniers parasites d'après des préparations communiquées par GRAY. Il conclut que ces flagellés sont des parasites propres des Glossines, analogues à ceux qui existent chez les moustiques. Il leur donne le nom de *T. Grayi*. Les formes décrites par KOCH seraient aussi, d'après lui, des parasites du même type.

Peu de temps après, MINCHIN, GRAY et TULLOCH reprennent l'étude des « trypanosomes sauvages » antérieurement décrits chez *Glossina palpalis*. Ils établissent qu'ils n'ont rien de commun avec *T. gambiense*, que peut-être ce sont de simples flagellés propres aux mouches elles-mêmes, analogues aux *Herpetomonas* et font connaître également un deuxième type de trypanosomes naturels des Glossines, *T. Tullochii*. Ce nouveau flagellé, beaucoup plus rare que *T. Grayi*, est du type des trypanosomes de mammifères. *T. Tullochii* est rencontré plus fréquemment que *T. Grayi* dans le *proventricule*, ce dernier flagellé étant beaucoup plus souvent localisé dans le reste de l'intestin. En comprimant la trompe à la manière de KOCH, ils arrivent à faire sourdre éga-

lement, de cet organe, des trypanosomes mais *seulement* dans le cas où les parasites existaient dans le *proventricule*. Les essais d'infection ou d'inoculation sont tous demeurés négatifs.

En 1907, MINCHIN fait connaître un processus très particulier d'enkystement de *T. Grayi* qui rapproche indiscutablement ce parasite des *Herpetomonas*, et une étude détaillée de ce flagellé est publiée par lui en 1908.

STUHLMANN (1907) observe comme KOCH, chez *Glossina fusca*, des cas très fréquents d'infection naturelle. Les parasites existent dans l'intestin à des niveaux divers, souvent en amas considérables au-dessous de la membrane péritrophique. Dans la trompe, il trouve également des trypanosomes dans une proportion de 3 à 14 0/0 des mouches, suivant les localités, mais *uniquement* dans le cas où le *proventricule* en renferme. Il retrouve dans tous ces cas, les différentes formes, correspondant à des stades d'évolution, que KOCH avait antérieurement distinguées. Dans l'intestin surtout postérieur, ce sont les formes *indifférentes* de cet auteur. Les *longues* formes se localisent dans l'œsophage et le proventricule, parfois aussi dans la trompe. Les *petites* formes, dont le blépharoplaste est antérieur au noyau, se rencontrent dans la trompe, l'œsophage et le proventricule. Enfin souvent aussi, s'observent des formes *amœboïdes*, sans flagelle libre, à différents niveaux, parfois en très grande abondance chez des mouches à jeun. Ce sont pour STUHLMANN des stades de repos.

KOCH, dans une publication récente (1907 a), mentionne avoir trouvé chez 17 0/0 des *Glossina palpalis* du lac Victoria, des trypanosomes de deux types, probablement *T. Grayi* et *Tullochii*. Ces parasites n'ont rien de commun avec *T. gambiense*; ce sont sans doute, au moins pour le plus répandu d'entre eux, des trypanosomes de crocodiles en évolution chez la mouche. Des flagellés identiques au *gambiense* auraient été rencontrés plusieurs fois, dont deux fois dans les glandes salivaires.

ZUPITZA (1908) signale aussi l'existence de trypanosomes sauvages chez *Glossina palpalis* au Cameroun; une des mouches examinées, qui avait présenté des parasites dans sa trompe, en montre encore, à un nouvel examen, vingt jours plus tard, après avoir été maintenue en captivité.

KEYSSELITZ et MARTIN MAYER (1908) confirment les observations de KOCH et de STUHLMANN. Ils trouvent une proportion de 4,60/0 de *Glossina fusca* infectées, dans la nature, proportion qui s'élève à 11,2 0/0 lorsque les mouches sont nourries de sang frais non virulent. Ils supposent que, dans ce cas, les parasites existaient à un stade de repos entre l'épithélium et la paroi externe de l'intestin, qu'ils passent dans la lumière de cet organe au moment du repas et se multiplient activement, de telle sorte que la proportion des mouches infectées paraît augmenter. Dans la trompe, ils retrouvent des *stades d'agglutination* de petits trypanosomes, qui sont attachés du côté de l'orifice des glandes salivaires, mais ils insistent sur ce fait que, dans tous les cas où ces flagellés existaient dans la trompe, on les rencontrait aussi dans les parties antérieures du tube digestif.

Certains auteurs ont vu, avec NOVY, dans ces flagellés d'infection naturelle, des parasites banaux des Glossines plutôt que des formes de Trypanosomes pathogènes. L'un des gros arguments en faveur de cette conception, est tiré de l'échec constant de

l'inoculation de ces parasites. Nous espérons montrer que les trypanosomes signalés par ces différents auteurs, dans le tube digestif des Glossines à l'état naturel, appartiennent en réalité à deux catégories distinctes. L'une comprend manifestement des parasites propres, voisins des *Herpetomonas* ou des *Leptomonas*, et n'ayant aucune relation directe avec les parasites du sang des vertébrés. L'autre paraît se rattacher d'une façon beaucoup plus certaine, à ces derniers parasites, et représente réellement des stades d'évolution de trypanosomes pathogènes.

Nous discuterons cette question, après avoir fait l'étude des divers flagellés d'infection naturelle, que nous avons nous même rencontré chez nos *Glossina palpalis*, au Congo.

1. Infection naturelle à *T. Grayi* Novy et formes voisines

Chez deux Glossines, ont été observés des parasites, dont les caractères morphologiques répondent identiquement aux descriptions données par Novy, et par MINCHIN, GRAY et TULLOCH, de *T. Grayi*. Dans la région de Brazzaville, ces flagellés n'ont jamais été vus. Les deux mouches infectées provenaient des rives de l'Alima. Dans les deux cas, les parasites étaient répandus en très grande abondance dans la partie moyenne du tube intestinal. Aucun d'eux n'a été aperçu ni dans la trompe, ni dans le rectum. Les kystes décrits par MINCHIN n'ont pas été retrouvés.

Les flagellés de la première mouche (fig. 111, 1, 4, 7,) présentaient des dimensions très variables ; depuis 10 μ jusqu'à 80 μ . La forme la plus fréquente est une forme à extrémité postérieure élargie (6 à 8 μ) puis brusquement atténuée en pointe assez effilée (forme en têtard de MINCHIN 1, 5, 6). On trouve aussi les formes *grêles* dont la largeur ne dépasse pas 1 μ et les formes *Herpetomonas* du même auteur (4). La membrane ondulante est toujours très fortement développée ; le centrosome volumineux, allongé transversalement et d'aspect ovalaire est partout, nettement antérieur au noyau. Nous n'avons pas rencontré une seule forme trypanosome. Des stades de division ont été vus, assez rares, et débutant par un dédoublement du centrosome et du flagelle, qui précède la division du noyau (7). Chez la seconde mouche, les parasites sont de taille beaucoup plus réduite (2 et 3). Ils n'excèdent guère la moitié de la taille des grandes formes précédentes. Mais les caractères morphologiques restent, dans l'ensemble, identiques.

A côté du *T. Grayi*, nous décrivons deux intéressants types de parasites, auxquels il serait à l'heure actuelle difficile de donner un nom générique. Il s'agit de parasites à aspect général de trypanosomes, pourvus d'un gros centrosome juxtanucléaire, mais complètement dépourvus de toute trace de flagelle et de membrane ondulante.

Le premier de ces parasites a été rencontré dans l'intestin moyen d'une Glossine des rives du Congo, à N'ounda (pl. IV, fig. 1 à 8). A l'état frais, on pouvait voir un assez grand nombre d'organismes, rappelant les formes courtes de *T. Grayi*, qui se déplaçaient dans le liquide intestinal, avec des mouvements peu actifs en tétards. Colorés, ils mesurent de 18 à 25 μ de long, sur 2 à 4 μ de largeur maxima. Leur extré-



Fig. 141. — *Trypanosoma Grayi* $\times 1200$.

1, forme courte, en têtard ; 2-3, formes grêles ; 4, formes *Herpetomonas* de Minchin ; 5-6, grandes formes en têtard ; 7, forme en division à dédoublement du flagelle.

mité antérieure est progressivement effilée en un fin prolongement, mais sans flagelle, leur partie postérieure est arrondie ou en pointe mousse. Certains individus que nous considérons comme des formes jeunes (fig. 1, 2, 3, 8) ont un corps régulier, parallèle, que paraît parfois border une sorte de membrane ondulante mais sans aucune différenciation flagellaire (fig. 3). D'autres sont beaucoup plus larges, renflés dans leur partie moyenne (fig. 4-7). Ce sont manifestement des individus adultes qui prochainement entreront en division. Chez tous, le corps paraît plastique et facilement déformable. Le noyau est arrondi, de 1 à 2 μ de diamètre, peu colorable. Le centrosome offre l'aspect très constant d'un bâtonnet transversal ou oblique, qui serait fiché dans le cytoplasme juxtanucléaire. Souvent, il paraît faire saillie légèrement à l'extérieur du corps. Il est en général, directement accolé au noyau, rarement distant de plus de 1 μ , toujours antérieur. Sa coloration au Giemsa est d'un rouge-grenat très intense. Le protoplasme est inégalement colorable, d'aspect vacuolaire.

Les formes de division sont fréquentes (7 sur 20 dans une préparation). Le plus

souvent, il y a division longitudinale inégale, ce qui prêterait à penser à première vue, à des copulations (fig. 6). Parfois les deux individus, avant de se séparer, se placent dans le prolongement l'un de l'autre, de sorte que les parties flagelliformes sont opposées ; on pourrait croire à une division transversale après étirement de l'extrémité postérieure (fig. 7).

Avec ces parasites, ont été rencontrées des hémogregarines typiques, libres et mobiles dans le liquide de digestion du sang. Il ne paraît y avoir aucune relation entre les deux êtres. Ces derniers parasites qui mesurent de 25 à 30 μ de long sur une largeur moyenne de 3 μ , sont en forme de fuseaux très allongés, et se déplacent lentement. On n'observe aucune trace de centrosome. Les globules sanguins dont il est encore possible de discerner la forme, sont elliptiques et nucléés, de grande taille (14 μ de long sur 6 à 7 μ de large). Ce sont sans doute des globules de batraciens ou de gros reptiles dont sont issues les hémogregarines.

Dans l'intestin moyen d'une autre *Glossina palpalis*, capturée à Sainte-Radegonde de l'Alima, existait, mais en bien plus grande abondance, un autre organisme à l'aspect de flagellé, de forme beaucoup plus grêle et plus effilée que le précédent (pl. IV, fig. 9 à 17). Ce nouveau parasite se présente sous trois types principaux :

1° Des formes ressemblant beaucoup aux formes jeunes du précédent mais plus minces et plus effilées, de 10 à 25 μ de long sur 1 μ de large à peine. L'extrémité postérieure est pointue. Le noyau chez les formes courtes est submédian, chez les longues, il recule jusqu'à 3 ou 4 μ de l'extrémité postérieure. Le centrosome, toujours en bâtonnet coloré en rouge vif, est tantôt antérieur, tantôt postérieur, le plus souvent accolé au noyau. Le corps s'effile d'une façon très régulière en un prolongement excessivement délié (pl. IV, fig. 9-11).

2° Des parasites également effilés comme les précédents à la partie antérieure, mais dont l'extrémité postérieure est fortement épaissie, renflée, de 2, à 2 μ 5 de large. Le noyau arrondi est subterminal et le centrosome antérieur. La longueur du corps est de 7 à 25 μ (pl. IV, fig. 12-16).

3° Des formes excessivement ténues, d'une largeur inférieure à 0 μ 5, finement effilées aux deux extrémités, l'antérieure paraissant seule mobile (pl. IV, fig. 17, a, b, c). Le noyau est fortement allongé, submédian, de 1 μ 5 à 2 μ 5 de long. Sa largeur égale presque celle du corps. Le centrosome est ici arrondi ou ovalaire, nettement antérieur au noyau. Longueur totale de 10 à 15 μ .

Ces différentes formes ne sont que des stades divers d'un même parasite, car tous les passages existent entre elles. Les dernières, qu'on prendrait aisément pour des microgamètes, sont des produits de divisions multiples du type schizogonique, car on ne les observe que par places et souvent à côté de formes en multiplication intense.

Comme pour le précédent parasite, il est impossible de déceler une trace de flagelle à un stade quelconque. L'infection produite était intense, et à l'état vivant, les parasites très mobiles.

Ces deux types d'organismes sans flagelle, à l'aspect de trypanosome ou de *Leptomonas*, ne sont pas sans rappeler, mais à l'état libre, les parasites endoglobulaires récemment décrits par MESNIL et BRIMONT (1908, b) sous le nom de genre *Endotrypanum*.

Il paraît probable, que ces êtres singuliers représentent une forme d'évolution, chez la glossine, de parasites endoglobulaires de vertébrés, du type de l'*Endotrypanum Schaudinni*, MESNIL et BRIMONT. Aussi croyons-nous hasardé de leur donner un nom sans connaître leur cycle évolutif; toujours est-il qu'en raison de leurs particularités morphologiques, ces organismes sont de nature à offrir un appoint intéressant aux idées émises par SCHAUDINN, sur les relations phylogéniques entre trypanosomes et hématozoaires endoglobulaires.

L'étude détaillée qu'a fait MINCHIN (1908) de *T. Grayi* nous dispense d'insister sur les caractères de ce parasite, qui est d'ailleurs aisément reconnaissable. Avec NOVY nous considérons ce flagellé comme incontestablement un parasite propre des glossines, du type des *Leptomonas*. Nous ajouterons qu'il n'a rien à voir, non seulement avec les trypanosomes pathogènes, mais même avec des trypanosomes de vertébrés quelconques, d'oiseaux en particulier comme le suppose MINCHIN. Les arguments qu'on peut donner en faveur de cette conception sont au nombre de quatre.

1° Nous avons constaté que les trypanosomes d'un oiseau (*Centhmocharis æreus*, Vieill.) ne se multipliaient pas dans le tube digestif de *Glossina palpalis*. 5 mouches ont été gorgées sur l'oiseau, qui renfermait un grand nombre de parasites dans son sang. Aucune ne s'est infectée : de 24 à 48 heures après, leur tube digestif n'a présenté aucune trace de trypanosomes. Cet argument n'a d'ailleurs pas, à lui seul, une grande valeur, parce qu'il ne prouve pas que tous les trypanosomes d'oiseaux soient incapables de survivre dans l'intestin de ces mouches.

2° Le parasite peut se maintenir un temps considérable, chez les mouches soumises à la captivité. MINCHIN, GRAY et TULLOCH (1906) l'ont observé couramment chez des glossines nourries en cage pendant 12 jours. Or, on verra plus loin que les trypanosomes de mammifères, même dans les cas d'infection naturelle disparaissent rapidement de l'intestin de *Gl. palpalis*, en moins d'une semaine, au laboratoire. C'est donc un parasite *durable* de la mouche, ce que ne sont pas les trypanosomes du sang (voir pp. 531, 539).

3° Il peut y avoir hérité de l'infection des glossines. MINCHIN, GRAY et TULLOCH en ont fourni un exemple très net : une Glossine née d'une pupe au laboratoire, et qui n'avait sucé que du sang de poule, a montré des *T. Grayi* typiques. Or aucun fait ne prouve actuellement, qu'il puisse y avoir maintien héréditaire des trypanosomes du sang chez les glossines, comme BRUMPT (1907) l'a observé pour les Hirudinées. Les recherches de STUHLMANN (1907), de KEYSSELITZ et MAYER (1908) et les nôtres, à Brazzaville (voir p. 544) sont entièrement négatives à cet égard, en ce qui concerne les trypanosomes pathogènes. L'hérédité de l'infection a été constatée au contraire, chez des *Leptomonas* ou *Herpetomonas* parasites d'insectes. Elle a été signalée par PROWAZEK (1904) pour l'*Herpetomonas muscæ domesticæ*; par SWINGLE (1909) pour le parasite des Mélophages.

4° Il existe un processus d'enkystement, comparable entièrement à celui que PROWAZEK (1904) a signalé chez l'*Herpetomonas muscæ domesticæ*. Or, ici encore, aucun phénomène analogue n'est connu pour les trypanosomes du sang évoluant chez les insectes. D'après nos recherches, nous pouvons affirmer que jamais il ne se produit

chez les glossines, pour les trypanosomes pathogènes (v. page 541), même dans les cas d'infection intense du tube digestif à l'état naturel. Au contraire, nous avons retrouvé un processus de ce genre chez la grande majorité des parasites du type *Leptomonas* ou *Herpetomonas* de l'intestin des Diptères, que nous avons eu l'occasion d'étudier. Comme nous le montrerons plus loin, en effet, les kystes de *T. Grayi* décrits par MICHIN sont très comparables aux corps de résistance arrondis, que l'on rencontre si fréquemment dans le rectum de ces Diptères, et, lorsqu'il s'agit d'insectes non piqueurs comme les Lucilies, les Pycnosomes, les larves de Stratiomydes, les flagellés qu'on y rencontre représentent manifestement des parasites banaux, qui limitent leur évolution parasitaire à ces invertébrés.

Enfin il existe dans le tube digestif des Mélophages, des flagellés (fig. 112) qui, par tous leurs caractères, se rapprochent étroitement de *T. Grayi*. Ces flagellés peuvent



Fig. 112. — *Leptomonas* de l'intestin du Mélophage $\times 1600$.

1-4, formes diverses de l'intestin moyen ; 5-6, corps de résistance de l'ampoule rectale.

également former dans le rectum de leur hôte, des corps arrondis, parfois entourés d'une sorte d'enveloppe, qui sont émis à l'extérieur avec les excréments des Mélophages. Ces corps ont été vus par FLU (1908), plus récemment par SWINGLE (1909), et nous les avons nous-même observé très nettement (fig. 5 et 6)¹. Nous ne nous prononcerons pas sur la nature de l'enveloppe qui peut entourer les parasites à ce stade, et qui se présente dans nos préparations sous l'aspect d'une auréole claire, absolument incolore, mais il ne nous paraît pas douteux, que ces corps arrondis ne représentent une forme de résistance des parasites. C'est sous cette forme que s'effectue, selon toute vraisemblance, la transmission normale et courante de l'infection d'un insecte à l'autre : ces corps sont déposés dans la laine du mouton avec les excréments des Mélophages et sont ingérés ultérieurement par d'autres.

La comparaison s'impose, à tous les points de vue, d'une façon très étroite, entre ces flagellés banaux des Mélophages et les parasites du type de *Tr. Grayi* chez les glossines. Dans les deux cas nous avons affaire à des Diptères pupipares, qui se nourrissent exclusivement de sang et dont les larves ne s'alimentent pas à l'extérieur du corps de la mère.

L'objection principale que l'on puisse faire à cette idée, que les flagellés du type

1. Ils ne paraissent pas avoir été reconnus par PFEIFFER (1905).

de *T. Grayi* représentent des parasites propres des glossines, c'est qu'il est difficile de comprendre comment les kystes, s'ils sont émis à l'extérieur, peuvent être à nouveau absorbés par ces mouches. MINCHIN (1908), à ce sujet, a nettement attiré l'attention sur le fait que les glossines ne se nourrissent que de sang. Nous avons insisté comme il convient, dans la première partie de ce travail, sur ce point très particulier de la biologie de ces Diptères. Comment, dès lors, les kystes parviennent-ils dans leur organisme¹?

Nous ferons observer que la même question se pose, dans des conditions identiques en tous points, pour les flagellés de l'intestin des Mélophages. L'organisation de la trompe, le mode de préhension de la nourriture et le régime alimentaire sont sensiblement les mêmes chez ce type de Diptères que chez les glossines. Or, les *Leptomonas* qui les parasitent, sont manifestement des parasites propres qui n'affectent aucun rapport direct avec le sang du vertébré. L'hérédité de l'infection a été tout récemment étudiée par SWINGLE. Il a reconnu l'existence, dans le vitellus des œufs du Mélophage, de corps amiboïdes particuliers, sans flagelle, mais présentant des corpuscules chromatiques multiples, qui rappellent les formes décrites dans les mêmes organes par PROWAZEK (1904) chez la mouche domestique. Ce serait là, la forme de transmission héréditaire des parasites. En fait, sur un lot de 17 jeunes individus nourris après leur éclosion sur des animaux divers et sur l'homme, il a constaté l'existence des flagellés dans un cas : il y a donc, à coup sûr, contamination des larves dans le corps de la mère. Cette contamination ne peut pas se produire par la sécrétion des glandes utérines, où, pas plus que SWINGLE, nous n'avons jamais rencontré de parasites. Il y a tout lieu de penser qu'elle s'effectue par l'ovaire.

Ce processus d'infection, qui est incontestable, n'est certainement pas le seul. En effet, le pourcentage d'infection des Mélophages sur le corps des moutons, est toujours beaucoup plus élevé que ne l'indiquerait la proportion des pupes contaminées de SWINGLE ; la transmission héréditaire apparaît ici, comme dans le cas des mouches infectées de *Leptomonas* ou d'*Herpetomonas*, ainsi que nous l'avons constaté dans nos recherches sur les Pycnosomes, pour ainsi dire exceptionnelle et il existe manifestement un autre mode d'infection des Mélophages. Or, on peut constater aisément, chez ces derniers, la production dans l'ampoule rectale de formes de résistance qui sont rejetées en grand nombre avec les excréments et qui sont absolument comparables à celles de *T. Grayi* : il y a certainement lieu d'attribuer un rôle à ces corps, dans l'histoire du cycle évolutif du parasite chez l'insecte.

L'absorption des kystes peut, à notre avis, se produire, au moment où les insectes, aussi bien les Glossines que les Mélophages, nettoient leur trompe avec leurs pattes comme tous les Diptères ont coutume de le faire. Des kystes qui ont été entraînés par les pattes, peuvent rester fixés, en particulier, aux labelles, et parvenir ensuite dans la trompe et le tube digestif quand le sang absorbé y pénètre. Ils peuvent aussi être aspirés directement dans la trompe, lorsque l'insecte en dépose la pointe à la surface de la peau et qu'il commence à exercer des mouvements de succion avant d'avoir poussé l'organe plus avant. Une partie de la masse gazeuse qui est normalement con-

1. La discussion de ces menus détails n'est pas sans intérêt car ils constituent la base de la théorie originale formulée par MINCHIN, sur la transmission contaminative des trypanosomes chez les Vertébrés.

tenue dans le jabot des glossines provient très vraisemblablement de cette aspiration à vide que fait l'insecte affamé, dès qu'il arrive au contact de sa proie, lorsque la trompe n'a pas encore pénétré sous la peau au contact des vaisseaux sanguins.

Un fait prouve d'ailleurs, assez clairement, que les glossines peuvent être infectées par des organismes venus de l'extérieur ; c'est l'existence fréquente dans le tube digestif de ces mouches, de bactéries, auxquelles il est difficile d'attribuer une origine sanguine. PATTON et STRICKLAND (1908) ont d'ailleurs mis, avec raison, cet argument en valeur. A Brazzaville, sur 55 mouches capturées dans la nature, 11 ont présenté une infection bactérienne plus ou moins intense ; la plupart des glossines écloses des pupes au laboratoire ont été également reconnues infectées. Il s'agit par suite d'un phénomène fréquent.

On peut donc parfaitement concevoir, que les kystes émanés des excréments desséchés de certains individus infectés de *Leptomonas*, puissent être introduits dans les voies digestives de leurs congénères, lorsqu'ils viendront à leur contact, et les rapprochements sexuels seront de nature à faciliter beaucoup, sous ce rapport, les chances de contamination.

Nous croyons donc, pour des raisons diverses, qu'une analogie excessivement étroite existe entre les flagellés banaux de l'intestin des Mélophages, et les parasites de *Glossina palpalis* que Novy a désignés sous le nom de *Trypanosoma Grayi*, ils doivent être considérés comme des *parasites propres* de cette mouche.

11. Infection naturelle à *T. congolense* Broden (vel *dimorphon*)

Un deuxième et dernier type de flagellés, a été rencontré dans le tube digestif des Glossines à l'état sauvage, celui-là très constant et très caractérisé. Il s'agit d'un trypanosome sans flagelle libre, qui correspond à n'en pas douter à *T. congolense* Broden (vel *dimorphon*), virus endémique dans cette partie du bassin du Congo où nous avons effectué nos recherches, et qui y est excessivement répandu.

L'examen comparatif des formes d'infection naturelle et de celles que nous décrivons plus loin dans les infections expérimentales, appuie formellement cette manière de voir.

L'infection se présente, soit dans le tube digestif seul, soit dans le tube digestif et

dans la trompe. *Nous n'avons jamais rencontré d'infection exclusive de la trompe*. Les caractères morphologiques des parasites, diffèrent d'ailleurs radicalement, suivant qu'on les observe dans l'un ou dans l'autre organe.

Infection intestinale. — *T. congolense* a été rencontré 2 fois, sur 111 *G. palpalis* examinées en divers points du cours de l'Alima, compris entre le poste de N'ounda à l'embouchure, et celui de Lékéti, en amont.

A Brazzaville, la proportion des Glossines infectées naturellement avec ce virus, s'est montrée de 11, 66 0/0. A Bouanza sur la route de Loango, aucune mouche, sur 60 examinées, n'a présenté de parasites. Il y a certainement des indications à déduire de ces chiffres, relativement à l'intensité suivant laquelle la trypanosomiase sévit dans ces différentes régions.

A l'état frais, les parasites sont très agiles. On les rencontre, soit localisés dans les résidus liquides de la digestion du sang, dans la région postérieure de l'intestin moyen, soit aussi *en dehors de toute trace de sang* chez les mouches à jeun, dans le liquide intestinal pur. Dans ce dernier cas, l'infection est beaucoup plus intense et les trypanosomes peuvent envahir une étendue plus ou moins grande de l'intestin moyen et de l'intestin antérieur. Parfois même, ils s'étendent en quantités prodigieuses, et d'une façon continue, depuis l'intestin postérieur jusqu'au proventricule et à la trompe : il y a alors *infection totale*. Quelles que soient les régions où on les considère, on retrouve toujours les mêmes particularités morphologiques très nettes.

Colorées, les formes sont longues, fortement aplaties, laminées, à extrémité postérieure terminée le plus souvent en pointe mousse (pl. IV, fig. 34, a. f.). La longueur varie, pour les formes normales, de 18 à 35 μ , sur 1 μ 5 à 2 μ 5 de largeur moyenne. Le centrosome, très apparent, postérieur au noyau, est situé à 3 ou 4 μ en moyenne de l'extrémité postérieure du corps. La membrane ondulante est bien développée et le flagelle se termine nettement en bordure du corps protoplasmique, à la partie antérieure. Il n'y a qu'exceptionnellement trace d'un rudiment de flagelle libre, qui n'atteint pas 1 μ de longueur. Le noyau est fréquemment situé dans la moitié postérieure du corps. Différentes formes d'involution peuvent être également rencontrées, surtout dans l'intestin postérieur (fig. 33).

Infection de la trompe. — Sur 111 mouches de la région de l'Alima, une a présenté l'infection de la trompe. Un autre cas, seulement, en a été constaté à Brazzaville sur plusieurs centaines de glossines examinées. Dans ces deux cas, l'infection s'est montrée rigoureusement du même type. Toute l'étendue du canal formée par la réunion du labre et de la lèvre inférieure, était remplie jusqu'à l'entrée du pharynx, par un nombre immense de parasites, pour la plupart fixés par l'extrémité antérieure aux parois chitineuses de l'organe. Ils formaient ainsi des touffes pressées, qui garnissaient d'un revêtement également continu toute la longueur de l'hypopharynx, et baignaient dans le liquide salivaire.

A l'état coloré, ces flagellés diffèrent beaucoup des formes intestinales que nous avons décrites, par la présence d'un court flagelle libre qui sert d'organe de fixation, et par la position du centrosome, qui est situé dans la partie antérieure du corps et le plus souvent juxtanucléaire (pl. IV, fig. 19 à 29). La forme générale du corps a changé aussi. L'extrémité postérieure est tronquée carrément, souvent occupée par un espace

clair qui indique une zone de rupture pour les formes courtes. Les parasites, en effet, se rencontrent sous deux aspects principaux : 1° Des *formes longues*, laminées, de 20 à 25 μ , sur 1 μ de large (Pl. IV, fig. 25-29) ; 2° des *formes courtes*, de 9 à 12 μ de long sur 1 μ 5 à 2 μ de large (Pl. IV, fig. 19-24). Tous les intermédiaires existent d'ailleurs entre ces deux types de parasites. Parmi ces formes fixées se trouvent mêlés quelques individus, identiques aux *trypanosomes* de l'intestin (fig. 30, 31, 32), mais en petit nombre.

L'infection de la trompe des glossines, à l'état naturel, n'a été rencontrée *que dans ces deux cas*, qui correspondent tous deux à des cas d'*infection totale*. Les trypanosomes garnissaient en nombre immense toute l'étendue du tube digestif, sans aucune discontinuité, depuis la première partie de l'intestin postérieur au voisinage des tubes de Malpighi, jusqu'au proventricule, au pharynx, et à la trompe, *qui étaient en entier vides de sang*. Nous insistons ici sur ce détail, dont on verra plus loin l'importance.

Puisque les parasites n'ont été rencontrés dans la trompe que dans ces deux cas, où le tube digestif était également infecté, d'une façon continue, dans toute son étendue depuis la trompe, on ne peut guère douter que les formes de la trompe ne soient apparentées aux trypanosomes de l'intestin. D'autre part, la présence de quelques trypanosomes identiques à ces derniers parmi les formes de la trompe, laisse à penser que ce sont bien ces trypanosomes de l'intestin qui, des parties antérieures du tube digestif où l'infection a pu s'étendre, parviennent dans la trompe et s'y transforment.

Ces observations sont parfaitement comparables, comme on le voit, à celles de KOCH, de STUHLMANN, de KEYSSELTZ et MAYER, qui s'accordent à ne reconnaître la présence de parasites dans la trompe, que dans le cas où le proventricule et l'œsophage en renferment.

Un appui spécial leur est également donné par les observations de MINCHIN, GRAY et TULLOCH relatives à *T. Tullochii*, parasite qui est nettement du type des trypanosomes de mammifères et qui n'a été rencontré dans la trompe que lorsqu'il existait aussi dans le proventricule.

NOVY (1906) s'est efforcé de démontrer que les flagellés aperçus et décrits par KOCH, représentaient des flagellés inoffensifs, semblables à *T. Grayi*, et qui n'ont rien de commun avec les trypanosomes pathogènes de mammifères (*T. Brucei*) auxquels cet auteur avait voulu les rapporter. Dans une revue critique toute récente, PATTON et STRICKLAND (1908) sont revenus sur la même idée, et l'ont étendue aux observations des différents auteurs et aux nôtres. Il nous est facile de réfuter cette manière de voir, en ce qui concerne tout au moins nos infections naturelles à *T. congolense*. La morphologie toute spéciale de ce trypanosome, sans flagelle libre ; la ressemblance étroite qui existe entre les parasites de l'intestin et ceux que nous décrirons plus loin dans l'infection expérimentale, où la réalité des formes aperçues est contrôlée par des *témoins*, ne permettent aucun doute sur l'identification de nos parasites naturels. Nous ajouterons, pour convaincre PATTON, que jamais nous n'avons rencontré de kystes ou de corps de résistance analogues, même dans les cas les plus avancés d'infection à *T. congolense* ; et qu'enfin ces flagellés qui parasitent naturellement nos Glossines, disparaissent chez les mouches qui sont maintenues pendant 8 ou 10 jours en captivité, au

laboratoire. Ce sont là deux nouveaux arguments, des plus sérieux, qui nous permettent d'affirmer que les flagellés en question *n'ont rien de commun avec des parasites propres de Glossines, du type de T. Grayi*¹.

Si nous résumons les faits que nous venons d'exposer, relatifs aux différents types de « trypanosomes sauvages » que d'autres auteurs, et nous-même, avons signalés dans l'organisme des Glossines, nous dirons :

Deux catégories de flagellés (*s. stricto*) peuvent être rencontrées dans le tube digestif ou la trompe de ces mouches, à l'état naturel. Les uns sont des *parasites propres* des mouches, qui n'ont aucun rapport direct avec le sang des vertébrés (*T. Grayi*); les autres *correspondent certainement à des Trypanosomes de mammifères, en évolution chez les Glossines*.

En nous appuyant spécialement sur nos observations relatives à *T. congolense*, qui présentent, en raison de la morphologie spéciale de ce parasite, un caractère plus grand de certitude, nous sommes en mesure d'affirmer que : *Les Trypanosomes pathogènes de mammifères peuvent se multiplier dans toute l'étendue du tube digestif des mouches et parvenir dans la trompe, où ils se fixent et prennent une forme d'attente particulière*.

Ainsi se laisse entrevoir un type d'évolution de ces parasites, très comparable, dans sa marche générale, à celui que les belles recherches de BRUMPT ont mis en évidence chez les Hirudinées. Il convient maintenant d'étudier les phénomènes qui peuvent se passer, dans le détail, en essayant de réaliser au laboratoire une infection *expérimentale* des Glossines.

1. L'identité de nos formes intestinales de *T. congolense* naturel, avec celles que nous étudierons ultérieurement, chez une mouche infectée sans conteste à *T. dimorphon*, lève d'ailleurs toute discussion.

Etude de l'infection expérimentale des Glossines

Nous étudierons successivement, et sur plusieurs virus différents, l'infection du tube digestif seul et l'infection de la trompe. On verra, en effet, qu'il y a lieu de considérer une évolution tout à fait distincte dans chacun de ces organes et parfaitement indépendante.

1. Infection intestinale

De nombreux auteurs se sont attachés à suivre l'évolution des trypanosomes absorbés avec le sang, dans le tube digestif de diverses Glossines. En raison de l'existence, chez les mouches capturées dans la nature, de « trypanosomes sauvages » infectant spontanément ces mouches, les résultats de ces recherches ont été assez contradictoires, les premiers observateurs ne s'étant pas toujours mis en garde, au début, contre cette cause d'erreur.

BRUCE, le premier (1903), constate que chez *G. morsitans*, *T. Brucei* peut se maintenir en vie dans l'estomac jusqu'à la fin du cinquième jour. Les trypanosomes disparaissent lorsque tout le sang est digéré.

NABARRO et GREIG (1903), dans l'Ouganda, observent que chez la *G. palpalis*, *T. gambiense* se maintient inaltéré jusqu'à 71 heures, tandis que dans les mêmes conditions,

d'autres types de trypanosomes pathogènes pour le bétail, peuvent persister, l'un jusqu'à 100 heures, l'autre pendant 20 heures.

GRAY et TULLOCH, la même année, décrivent comme formes d'évolution du *T. gambiense* chez la *palpalis*, des flagellés qui ont été ultérieurement reconnus par NOVY et par MINCHIN comme n'ayant aucun rapport avec le parasite humain. Il s'agit, comme on l'a vu, d'une infection naturelle à *T. Grayi*.

Les parasites également signalés par KOCH (1905 *a* et *b*) comme stades d'évolution de *T. gambiense* et *T. Brucei*, sont également des parasites d'infection naturelle. Il ne les retrouve pas chez des mouches qui ont sucé du sang fortement infecté, et n'en observe que quelques-uns, chez les mouches qui ont été nourries sur des animaux dont le sang ne renferme que de rares trypanosomes. Aussi croit-il que tous les trypanosomes ne sont pas capables de réaliser l'infection des mouches. Il faut qu'ils se trouvent à un certain stade particulier, et inconnu, dans le sang. L'infection expérimentale de ses Glossines reste douteuse et NOVY (1906) s'appuie sur ces résultats, en particulier, pour avancer que les trypanosomes de mammifères ne doivent pas se multiplier chez les tsé-tsés.

MINCHIN, en collaboration avec GRAY et TULLOCH (1906), parvient à suivre, pour la première fois avec netteté, les transformations subies par *T. gambiense* dans le tube digestif de *G. palpalis* nourries sur des animaux infectés. Toutes les précautions étant prises pour écarter les chances d'erreur, il observe le début apparent d'une évolution du parasite dans l'intestin moyen. On voit se différencier, dès les premières heures après l'ingestion, deux types, l'un grêle et agile (type mâle), l'autre plus trapu et moins actif (type femelle). Au bout de 48 heures, la multiplication des parasites est très intense, mais elle diminue bientôt et au bout de 72 heures ils disparaissent totalement, sans qu'on puisse les retrouver dans aucun organe.

KOCH (1906) en faisant usage de Glossines jeunes, fraîchement issues des pupes au laboratoire, observe que *T. gambiense* se maintient en vie pendant 12 jours chez *G. fusca* et *tachinoïdes*. Il y voit la preuve que ces espèces sont capables de transmettre la trypanosomiase humaine.

STUHLMANN (1907), dans l'Afrique orientale allemande, poursuit et précise les recherches de KOCH sur les mêmes espèces de Glossines, mais avec un trypanosome qu'il rapporte à *T. Brucei*. Ses résultats sont très différents de ceux de MINCHIN. En opérant, de même que KOCH, avec des Glossines fraîchement écloses, il obtient en 2 à 4 jours, chez 80-90 0/0 des mouches, une multiplication intestinale intense. L'infection qui débute dans l'intestin postérieur, progresse alors, si les Glossines sont bien nourries, vers l'intestin antérieur et le proventricule, mais seulement chez 10 0/0 des mouches. Les choses d'ailleurs ne vont pas plus loin, et jamais il n'est parvenu à constater l'infection de la trompe par les formes remontées du tube digestif.

Il note aussi, que malgré l'intensité de l'infection intestinale, on n'observe de parasites dans aucun autre organe, et considère que la transmission héréditaire du virus à la progéniture des Glossines est impossible.

En 1908, MINCHIN reprend, plus en détail, l'exposé de ses recherches de 1906 et aboutit sensiblement aux mêmes conclusions que DUTTON, TODD et HANINGTON avaient succinctement confirmées l'année précédente.

Enfin, dans une note toute récente, KEYSSSELITZ et M. MAYER (1908) signalent n'avoir pas réussi à obtenir d'infection expérimentale chez *G. fusca*, avec *T. Brucei*, en se servant de Glossines capturées dans la nature.

Nos recherches personnelles ont été étendues d'une manière comparative, à cinq virus différents : *T. gambiense* Dutton, *T. congolense* Broden, *T. Pecaui* Lav., *T. Cazalboui* Lav., *T. Brucei* Plimmer et Bradford.

Le virus du Nagana dont nous avons fait usage, provenait, ainsi que nous l'avons d'ailleurs indiqué antérieurement, de l'Institut Pasteur : c'est le virus type du Zoulouland, ce qui enlève toute incertitude à l'interprétation de nos résultats. Notre *T. Pecaui* était originaire de l'Afrique occidentale ; les trois autres virus ont été prélevés à Brazzaville ou dans d'autres localités endémiques du Congo, sur des indigènes ou des animaux infectés avec passages aux animaux sensibles. Pour ce qui concerne les virus du bétail, leur détermination spécifique a été rigoureusement contrôlée à l'Institut Pasteur. Pour être complet, il nous faudrait décrire ici les caractères morphologiques dans le sang, de ces virus, mais les figures que nous en donnons dans les planches ou dans le texte nous dispenseront d'entrer dans les détails ; nous nous bornerons donc à y renvoyer le lecteur, et, pour des descriptions plus approfondies, au traité classique de LAVERAN et MESNIL, ou aux notes et publications ultérieures de LAVERAN (1906, 1907 a, c, 1908 a, c) relatives à *T. Pecaui*, à *T. Cazalboui* et *T. congolense*.

Les mouches qui ont servi à ces recherches étaient d'abord nourries pendant 48 heures sur un animal sain, puis fractionnées en deux lots, l'un servant de témoin, l'autre nourri sur l'animal porteur du virus, et examiné à des temps variables, en même temps que le lot témoin. Il est important de s'assurer de l'existence des trypanosomes dans le sang circulant de l'animal, au moment des piqûres.

Les préparations étaient faites en diluant le contenu de l'intestin ouvert, dans une goutte de solution physiologique ; puis, après addition d'une goutte de sérum de sang frais, on fixait en milieu humide aux vapeurs osmiques et colorait au Giemsa, comme nous l'avons indiqué.

I. T. gambiense. — Nos résultats confirment pleinement ceux qui ont été obtenus par MINCHIN. Les phénomènes ayant été décrits dans le détail et avec la plus scrupuleuse exactitude par cet excellent observateur, nous passerons assez rapidement sur ce sujet.

Au bout d'une demi-heure, les trypanosomes absorbés se condensent (fig. 113, n° 1), tendent à prendre des formes d'involution et fréquemment s'agglutinent par l'extrémité postérieure, à deux ou à plusieurs individus. On pourrait croire, parfois, à un rapprochement de nature sexuelle. Au bout de cinq heures, on rencontre un très grand nombre de formes d'involution, en boules, formes que MINCHIN n'a pas signalées (n°s 4 et 5). En même temps commencent à se différencier les deux types mâle et femelle de MINCHIN (2 et 3).

Vingt-quatre heures plus tard, les trypanosomes ont presque tous gagné l'intestin moyen, en même temps que la masse de sang diminue dans l'intestin antérieur. Les formes, à ce moment, montrent encore la différenciation précédente, mais les formes grêles et longues sont devenues rares ; le type qui prédomine est une forme moyenne courte et large de 12 à 13 μ de longueur sur 1 μ 5 à 2 μ de large (6, 7).

Au bout de 48 heures, les parasites sont exceptionnels dans la partie de l'intestin qui renferme du sang rouge. On les trouve par contre en très grande abondance, dans le liquide noir de la dernière portion de l'intestin moyen. Ils nagent avec rapidité et se multiplient d'une façon intense, dans ce milieu de digestion.

Les formes courtes de 24 heures sont très rares à ce stade (8).

En revanche un type nouveau a fait son apparition qui prédomine nettement. C'est une forme de grande taille de 20 à 30 μ de long sur 1 à 1 μ 5 de large (fig. 113, nos 9, 10, 11, 12; comparer avec les formes *a* et *b* du sang circulant) remarquable par son extrémité postérieure allongée et tronquée assez brusquement. Le centrosome est



Fig. 113. — Formes de culture du *T. Gambiense*, dans l'intestin de *Gl. palpalis* $\times 1.600$ env.

a, *b*, formes normales du sang circulant ; 1, une demi-heure après l'ingestion ; 2-5, cinq heures après ; 2, forme courte et trapue (femelle) ; 3, forme grêle et longue (mâle) ; 4 et 5, formes d'invololution ; 6, 7, formes de vingt-quatre heures ; 8, forme courte de quarante-huit heures ; 9-12, formes longues de la même époque ; 13, forme au cinquième jour ; 14, septième jour.

distant de 5 à 10 μ de cette extrémité. La membrane ondulante et le flagelle libre sont bien développés. Des vacuoles s'observent dans le cytoplasme, mais sont probablement dues à la fixation.

Ces longs parasites se déplacent d'une façon très rapide, en conservant rigide l'extrémité postérieure, en arrière du centrosome, ce qui leur prête un aspect assez particulier. Parfois, mais rarement, on les trouve agglutinés en bouquets ou en rosaces, par la partie postérieure.

Le troisième jour, l'infection n'augmente plus et paraît même décroître au fur et à mesure que se réduit le liquide noir du tube digestif. Le plus souvent, au bout de 72 heures, toute trace de trypanosomes a disparu en même temps que ce liquide. Une seule fois nous avons constaté la présence des parasites, le cinquième jour après le repas infectant. Ils étaient encore assez nombreux et les formes différaient peu de celles de 48 heures, quoique plus grêles (no 13). Enfin, une fois également, nous avons retrouvé quelques parasites le septième jour. C'est le terme extrême, tout à fait excep-

tionnel d'ailleurs, de la survie des parasites dans l'intestin, d'après nos observations propres. A ce stade, les formessubstantes étaient notablement plus réduites ($15\ \mu$) et le centrosome s'était rapproché de l'extrémité postérieure (n° 14).

La durée de l'infection n'augmente pas, quelque soin que l'on prenne à nourrir fréquemment les glossines. Les trypanosomes tendent à disparaître du tube digestif, avec la masse de sang ingérée qui les contenait dès le début. A aucun moment, on ne peut constater de phénomènes de conjugaison ou de copulation d'une nature quelconque. Il y a simplement multiplication plus ou moins active, au sein de la masse alimentaire noirâtre de l'intestin moyen. Aucun enkystement n'a lieu dans l'intestin postérieur où les parasites ne parviennent jamais. Ils ne passent jamais, non plus, en dehors de la membrane péritrophique, au contact des cellules.

T. congolense. — Les phénomènes se reproduisent, avec ce virus, d'une façon très analogue à ce qui se passe pour le *gambiense*. Les formes globuleuses, courtes, du début de l'ingestion, font place, déjà au bout de 24 heures, dans la région du sang noir,



Fig. 114. — Culture du *T. congolense* dans l'intestin de *Gl. palpalis* $\times 1.600$ environ.

a, b, formes normales du sang circulant; 1-2, formes de 24 heures après l'ingestion; 3-5 formes de 48 heures; 6-7, formes de 56 heures.

à deux types différents nettement distincts. L'un grêle et plus allongé (fig. 114, n° 2), l'autre court et élargi (n° 1). Ces différences se précisent au bout de 48 heures. Les formes grêles mesurent de 15 à $18\ \mu$ de long sur $1\ \mu$ de large. Elles sont caractérisées par l'éloignement du centrosome qui se place à $5\ \mu$ de l'extrémité postérieure (n° 4). Les formes courtes mesurent de 9 à $10\ \mu$ de long. Elles sont plus ou moins effilées aux deux extrémités, mais fortement renflées en leur partie moyenne qui a $2,5$ à $3\ \mu$ de largeur (nos 3, 5), très souvent ces formes sont en voie de division. Les deux types sont d'ailleurs remarquables par l'absence complète de flagelle libre. La membrane ondulante, qui est toujours très reconnaissable, s'arrête juste à l'extrémité antérieure du corps.

Le troisième jour on rencontre, par exemple vers 56 heures, mêlé aux formes précédentes, un troisième type analogue aux longues formes du *gambiense* (nos 6 et 7; comparer avec les formes *a* et *b* du sang circulant). Il est aussi caractérisé par l'absence de flagelle libre, par l'éloignement du centrosome de l'extrémité postérieure (5 à $8\ \mu$) et par ses plus grandes dimensions ($22-23\ \mu$). La membrane ondulante est bien développée. A ce stade, les parasites offrent les ressemblances les plus grandes

avec les formes qui ont été décrites dans les cas d'infection naturelle de l'intestin, (p. 530) et que nous avons rapportées pour cette raison, avec certitude, à ce virus.

Au delà du troisième jour, nous n'avons plus observé de parasites dans aucun cas. Les formes courtes de 24 ou 48 heures ont un mouvement de têtard très caractéristique. Les formes longues qui apparaissent plus tard se déplacent plus rapidement, en conservant droite et raide l'extrémité postérieure du corps.

T. Pecaui. — L'évolution de ce virus était intéressante à suivre, en raison de ses rapports morphologiques avec le précédent. Les phénomènes sont d'ailleurs encore très comparables, comme on va le voir (fig. 115 ; les deux formes normales du sang sont représentées en *a* et *b*). Au bout de 18 heures, on trouve un assez grand nombre de formes arrondies, globuleuses, en involution (nos 1 et 2), qui présentent un fla-

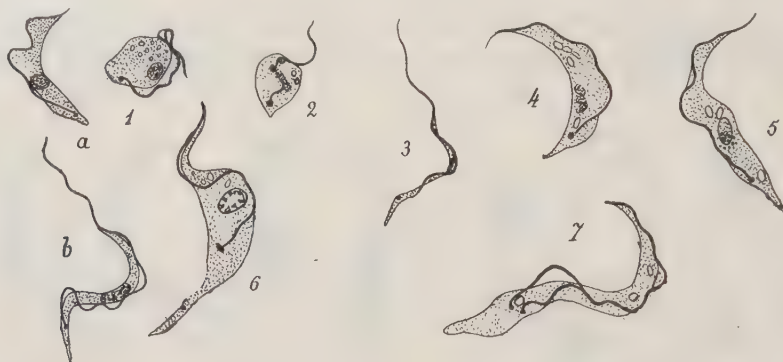


Fig. 115. — Culture du *T. Pecaui*, dans l'intestin de *Gl. palpalis* $\times 1200$.

a, *b*, formes normales du sang circulant ; 1-5, formes de 18 heures ; 1-2, formes d'involution ; 3, forme grêle ; 4, 5, formes larges ; 6-7, grandes formes de 56 heures.

gelle de 5 à 6 μ de long et une membrane ondulante assez nette. Souvent, un bec protoplasmique effilé se détache à l'un des pôles du corps (no 2). On rencontre en même temps et très différenciées les deux formes, grêle et large, habituelles (3-5).

La forme grêle (no 3) mesure à peine 0 μ 7 de large, pour une longueur de 25 μ . La forme large qui prédomine de beaucoup (4 et 5) présente une extrémité postérieure pointue, une longueur moyenne de 22 à 23 μ pour une largeur de 2 μ . Le centrosome est distant de 3 à 6 μ de la pointe postérieure du corps. La membrane ondulante est forte, et tantôt il existe un flagelle libre de 3 à 4 μ de long, tantôt il n'en existe pas. Des phénomènes d'émission chromatique se passent fréquemment du côté du noyau (no 5). Ils ont d'ailleurs été signalés par MINCHIN également pour *T. gambiense*.

Au bout de 56 heures, nous n'avons plus retrouvé de formes grêles. La forme large paraît subsister seule, mais plus allongée (fig. 6 et 7). Elle atteint 30 à 32 μ . Le centrosome s'éloigne aussi de l'extrémité postérieure, mais moins que chez le *congolense*. A ce stade on trouve encore un très grand nombre de formes de division, cependant, ici encore, au delà du troisième jour on ne retrouve plus aucun parasite.

T. Cazalbou. — Après 18 heures, on rencontre surtout des formes d'involution nombreuses, fréquemment accolées deux à deux. Avec elles, existent, mais plus rares,

des formes plus longues, à flagelle libre, tantôt agglutinées en rosaces par l'extrémité postérieure, tantôt fixées par le flagelle à des amas de globules. Les formes sont d'ailleurs indécises, et leur mouvement à l'état frais diffère beaucoup de celui des parasites précédents : il est convulsif, sur place. Après 30 heures on ne trouve plus guère que des formes d'involution, d'ailleurs rares. Une seule fois des trypanosomes en vie ont été rencontrés après 48 heures. Au troisième jour on n'en trouve plus traces.

Ainsi la multiplication intestinale de ce virus est beaucoup plus difficile que celle des virus précédents.

T. Brucei. — Ces parasites ne se multiplient pas dans l'intestin de *G. palpalis*. *Ils ne survivent pas à leur ingestion par la mouche*. Jamais nous n'en avons rencontré qui fussent encore mobiles, au delà d'une heure. Le plus souvent même, ils s'immobilisent beaucoup plus tôt, aussi bien dans le jabot que dans l'estomac. On voit donc que *T. Brucei* se comporte très différemment à cet égard, chez la *palpalis* que chez la *morsitans* ; dans le tube digestif de cette dernière, d'après les recherches de BRUCE, les parasites se maintiennent en vie jusqu'au cinquième jour. Il faut dire, d'ailleurs, que les flagellés aperçus par le savant anglais dans l'intestin des *morsitans*, pouvaient être des parasites propres, analogues à *T. Grayi*.

Les phénomènes que nous venons de décrire montrent que les différents virus peuvent se distinguer assez nettement les uns des autres, par la façon dont ils réagissent vis-à-vis du milieu intestinal de la *G. palpalis*.

C'est *T. gambiense* qui paraît, à cet égard, doué du maximum de survie dans l'intestin de la mouche. *T. Pecaudi* et *congolense* offrent un degré de résistance un peu inférieur à celui du précédent virus, et sensiblement le même pour tous les deux. *T. Cazalbouti*, et surtout *T. Brucei*, présentent une réaction très différente de celle des trois autres virus.

D'une façon générale, la durée de maintien des trypanosomes dans le tube digestif, dépend des influences qui accélèrent ou qui retardent la digestion du sang. En soumettant des mouches infectées à *T. gambiense* et à *T. Pecaudi*, à une température de 28° C., on ne trouve plus aucune trace de parasites, souvent au bout de 48 heures. Cette durée dépendra aussi de la quantité de sang absorbée par la mouche au moment de son repas, et de son activité naturelle de digestion. Les mouches capturées en état d'inanition dans la nature, digèrent plus rapidement la masse sanguine qu'elles ingèrent, que celles dont l'alimentation s'est poursuivie pendant plusieurs jours, d'une façon abondante et régulière, dans les cages. La durée de maintien des trypanosomes, qui est absolument fonction de la rapidité de la digestion du sang, varie ainsi dans des proportions sensibles. Les chiffres que nous avons donnés plus haut, ne représentent que des moyennes, prises dans des conditions aussi comparables que possible. Mais quelle que soit cette durée, on peut affirmer que les parasites disparaissent du tube digestif, lorsque ce dernier est complètement vide de toute trace de sang.

Destinée des trypanosomes contenus dans l'intestin. Culture intestinale

Nous voyons donc les trypanosomes ingérés avec le sang, ou bien se détruire très rapidement dès qu'ils parviennent dans le tube digestif (*T. Brucei*) ; ou bien s'y maintenir pendant quelques heures à un état plus ou moins précaire, en prenant des formes d'invololution, et finalement disparaître (*T. Casalboui*) ; ou bien enfin, après avoir triomphé des premiers temps plus ou moins défavorables de l'absorption sanguine, et résisté à la déshydratation qui détermine sans doute l'apparition des formes d'invololution, se localiser dans la région « du sang noir » de l'intestin moyen (*T. gambiense*, *Pecaudi*, *congolense*). Là les formes s'allongent, prennent des dimensions considérables et se multiplient avec activité. Mais bientôt, lorsque les résidus de la digestion sanguine diminuent, la multiplication s'arrête et les parasites disparaissent. Quelle peut être leur destinée ?

Plusieurs hypothèses sont à envisager à ce sujet :

1^o Les trypanosomes remontent-ils le tube digestif, au moment des nouveaux repas des Glossines, pour gagner la trompe et être évacués dans le sang de l'hôte définitif ?

Cette idée est la première qui s'impose à l'esprit lorsqu'on se trouve en présence de la multiplication intensive du *T. gambiense*, par exemple. Les formes intestinales de ce parasite présentent une mobilité si grande, elles paraissent douées d'une vitalité si parfaite, qu'il est tout indiqué de raisonner dans ce sens et d'attribuer aux Glossines un rôle analogue à celui qui est dévolu aux Hirudinées, d'après les recherches de BRUMPT. Or, en aucun cas nous n'avons pu saisir un passage, actif ou mécanique, des trypanosomes de l'intestin, vers la trompe de nos mouches au moment des repas. Des lots de Glossines, expérimentalement infectées, ont été examinés à des temps variables, pendant, ou après des repas, sur des animaux sains. Nous avons constaté que le sang nouvellement absorbé ne se mélange pas au liquide noir, dans lequel grouillent les flagellés ; ceux-ci ne pénètrent pas dans la masse de sang frais qui est à leur contact, masse qui ne tarde pas à se transformer, ainsi que nous l'avons dit, en un liquide visqueux et épais au sein duquel ils se meuvent difficilement. On peut affirmer que les trypanosomes contenus dans l'intestin moyen, seul endroit où ils puissent se maintenir, dans les infections du tube digestif réalisées au laboratoire, *n'émigrent jamais vers la trompe au moment des repas*.

2^o Les Trypanosomes traversent-ils les parois du tube digestif pour gagner la cavité générale, et de là les glandes salivaires, les ovaires, ou tout autre organe ?

À la suite de MINCHIN et de STUHLMANN, nous avons pratiqué des coupes dans les différents organes des Glossines nourries sur des animaux infectés. Les résultats,

confirmés d'ailleurs par des dissociations à l'état frais, ont été constamment négatifs : *Jamais les parasites n'ont été rencontrés en dehors de la lumière intestinale*. Seize pupes, nées de Glossines diverses qui avaient été nourries toutes les 48 ou 72 heures, sur des animaux infectés, pendant la durée de leurs gestations, ont été reconnues indemnes de tout parasite, à l'éclosion, après repas sur des animaux sains. *Il n'y aurait donc pas transfert héréditaire de l'infection chez les Glossines*, et nos résultats concordent à cet égard entièrement, avec ceux de STUHLMANN et de KEYSSELITZ et MAYER.

3° Les trypanosomes prennent-ils une forme de résistance dans le rectum, ou une forme invisible dans le tube digestif ou la cavité générale ?

Pas plus que dans le cas des trypanosomes d'infection naturelle, nous n'avons été amené à constater la formation de *kystes* dans le rectum des Glossines fortement infectées. Nous pouvons affirmer que les trypanosomes pathogènes absorbés par les Glossines, ne parviennent pas à l'extérieur sous une forme de résistance, alors qu'on rencontrera probablement ce processus chez tous les flagellés intestinaux des insectes du type des *Herpetomonas*. Rien n'autorise non plus à penser à l'existence de formes filtrables, pour les trypanosomes. L'inoculation à deux souris, du liquide de broyage dans l'eau physiologique de divers organes de Glossines infectées 96 heures auparavant de *T. congolense*, a été négative.

4° Les trypanosomes disparaissent-ils par simple nécrose, lorsque les conditions du milieu où ils se multiplient deviennent défavorables ?

Nous avons observé quelquefois, avec le *gambiense*, l'agglutination des parasites vers 48 ou 56 heures. Ce processus est l'indice des changements survenus dans la constitution du milieu, qui va devenir impropre à la vie des flagellés. On rencontre aussi vers cette époque, parfois, des trypanosomes qui ont conservé leur forme mais qui sont inertes et morts. Il y a donc lieu de penser que les trypanosomes intestinaux terminent leur cycle par la mort sur place, dans le tube digestif. Le phénomène se produit, d'ailleurs, même avant l'épuisement complet des résidus de la digestion du sang.

Il faut dès lors considérer que les phénomènes de multiplication qui se passent dans l'intestin des mouches, au laboratoire, dans les conditions ordinaires, sont de simples phénomènes de *culture*, suivant la conception particulière de NOVY (1907), et comparables à ceux qui peuvent être réalisés d'une façon plus ou moins parfaite, dans les tubes de gélose-sang. Ce sont des phénomènes fugaces, qui durent un temps variable suivant les virus, mais qui ne peuvent se produire que dans le sang qui remplit l'intestin, et dans ses produits liquides de transformation digestive. Il ne se manifeste aucun processus de conjugaison ou de fécondation, mais uniquement une multiplication plus ou moins intense, et la différenciation apparente de certaines formes (♂ et ♀ des auteurs) tient uniquement à des différences d'âge entre les parasites : on peut en effet rencontrer tous les termes de passage entre ces formes. De même, les variations de forme générale des parasites, suivant l'âge de la culture et par suite la constitution du milieu, sont simplement l'expression de la plasticité spéciale dont sont doués ces organismes.

Il est remarquable, qu'au cours de cette *culture* intestinale, la forme trypanosome soit conservée. On sait d'ailleurs que NOVY et Mc. NEAL (1904) qui ont pu réaliser la culture de *T. Brucei*, *in vitro*, n'ont pas noté non plus de changements de forme com-

parables à ceux du *T. Lewisi* dans les mêmes conditions⁴ (Mc NEAL 1904). On voit donc que, dans les cultures, les trypanosomes pathogènes paraissent se comporter très différemment, à cet égard, des trypanosomes non pathogènes.

Non-spécificité de la culture intestinale. — Culture chez les Stomoxes et les Moustiques

Si les phénomènes constatés, au laboratoire, dans le tube digestif des Glossines, ont de l'intérêt au point de vue de la transmission des parasites, le problème se posait tout de suite de savoir, jusqu'à quel point ces phénomènes sont particuliers à ces mouches, et si une multiplication de même nature ne pourrait être décelée chez d'autres insectes piqueurs. Plusieurs auteurs ont envisagé le problème.

NABARRO et GREIG (1905), avec un virus du bétail, ont observé chez les *Stomoxes* l'existence de trypanosomes, encore actifs jusqu'à 30 heures ; le *T. gambiense* se maintiendrait pendant 24 heures.

MINCHIN (1906-1908), avec les mêmes mouches, reconnaît que le virus humain disparaît complètement au delà de 48 heures, mais peut subsister pendant un jour.

DUTTON, TODD et HANINGTON trouvent les mêmes parasites en vie chez les *Stomoxes* pendant 20 heures ; ils notent également le maintien des parasites, pendant 12 heures, dans l'intestin du « ver de cases » (larve d'*Auchmeromyia luteola* Fabr.), et chez des Anophélines (*Pyretophorus costalis*) jusqu'à 42 heures.

MINCHIN (1908) signale également que le *T. gambiense* survit en abondance, 24 heures après la piqure, chez des moustiques du genre *Mansonia* (sp. ?) où l'on rencontre le parasite sous les deux formes, grêle et large, qui se différencient chez la *palpalis*. Chez des *Taeniorhynchus*, quelques rares formes actives peuvent être aperçues jusqu'à 72 heures.

Nos recherches personnelles ont porté également sur différents types de Diptères piqueurs, plus particulièrement chez les moustiques et principalement avec le *T. gambiense*. Les observations ont été soigneusement contrôlées, comme pour celles des Glossines, par des témoins.

Chez *Stomoxys glauca*, Gr. *St. calcitrans* L., quelques parasites ont encore été rencontrés après 20 heures, mais aucun au delà de 24 heures. Les résultats concordent donc avec ceux des auteurs précédents. Avec *T. congolense* et *T. Pecaudi*, les parasites, présents jusqu'à 18 heures après l'ingestion, ont également disparu après 24 heures.

Quelques expériences ont été entreprises avec *Tabanus fasciatus* Fabr., *T. gabonensis* Macq., pour les mêmes virus, mais les examens faits dans les intervalles de 24 et

4. Voir aussi le travail récent de BRUCE, HAMERTON et BATEMAN.

48 heures n'ont montré aucune trace de culture intestinale. Il en est de même pour la larve d'*Auchmeromyia luteola* ; nous n'avons pas observé la survie des parasites pendant 12 heures, qu'indiquent DUTTON, TODD et HANINGTON.

Par contre, les moustiques, en particulier les *Stegomyia* et les *Mansonia*, nous ont offert des processus de culture intestinale entièrement comparables à ceux qui se passent chez les Glossines (fig. 116, 1-7). Une heure après l'ingestion, les parasites (*T. gambiense*) deviennent globuleux et peu actifs. Ils s'accrochent par l'extrémité postérieure, le plus souvent deux à deux (n° 4). Après 18 heures, on observe exactement comme chez les Glossines, deux types assez nettement différenciés, l'un plus grêle, l'autre plus large. Un grand nombre de formes sont en division. Il y a, à ce stade, multiplication active. Au bout de 24 heures, prédominent des formes d'un type très homogène, de 20 μ de long sur 2 μ de large, à extrémité postérieure arrondie (nos 1 à 3). Dans nos préparations le noyau se montre pourvu d'un karyosome central entouré d'une zone claire. Le centrosome se rapproche du noyau, tout en restant net-

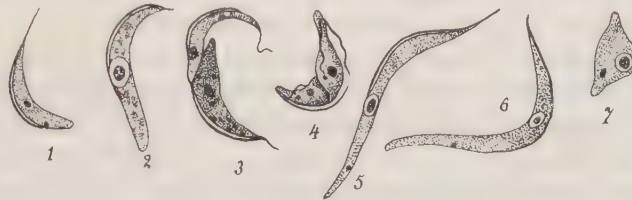


Fig. 116. — Culture du *T. Gambiense* chez *Stegomyia fasciata*.

1-3, formes de 24 heures ; 4-7, formes de 48 heures, examinées 2 heures après l'ingestion de sang frais $\times 1200$.

tement postérieur. Le deuxième jour, on peut voir apparaître, à côté des formes précédentes qui ne changent pas, des parasites plus longs (30 μ) à mouvement en flèche, dont l'extrémité postérieure s'étire (fig. 5 et 6) et dont le centrosome tend à se rapprocher davantage encore du noyau. La comparaison s'impose d'une manière complète, avec les longues formes des cultures de 48 heures chez la Glossine. Le plus souvent, les parasites, qui sont excessivement abondants dans l'estomac jusqu'au troisième jour, disparaissent plus tard. Cependant, en alimentant fréquemment de sang frais des *Stegomyia fasciata* infectées, nous avons pu retrouver encore, au cinquième jour, quelques parasites actifs. On peut constater chez les moustiques infectés depuis 48 heures, qu'une nouvelle prise de sang frais détermine l'apparition de formes d'involution parmi les parasites (n° 7) et de phénomènes d'accrolement par deux (3 et 4), comme il s'en produit dès le début de l'absorption du sang virulent. Certaines formes prèteraient même à penser à des produits de copulation (zygotes).

Ces phénomènes ont été observés, en particulier, chez des *Mansonia* (sp ?) et chez *Stegomyia fasciata* et *St. africana*. Nous avons constaté que la culture était plus intense et durait plus longtemps, chez les *Stegomyia* jeunes qui n'ont jamais sucé que du sang, que chez les mêmes moustiques nourris au préalable de matières végétales

sucrées. Il se développe, en effet, dans l'estomac de ces derniers, des levures qui nuisent sans doute à la multiplication culturelle des flagellés.

La destinée de ces cultures intestinales est, chez les moustiques, la même que chez les Glossines. Les trypanosomes disparaissent, avec le sang, du tube digestif. On ne les retrouve dans aucun autre organe. Ils n'envahissent jamais non plus l'intestin antérieur. C'est donc, ici encore, un phénomène fugace et sans intérêt pour l'évolution ultérieure de ces hémoflagellés.

Enfin, nous ajouterons que chez une Simulie (*S. reptans* L. var.) nous avons également constaté la survie du *gambiense* pendant 28 heures. Nul doute qu'elle ne puisse se prolonger plus longtemps encore. Chez les poux des rats infectés (*Hæmatopinus spinulosus*) les trypanosomes sont fréquents; mais ils disparaissent rapidement lorsque les *Hæmatopinus* sont soumis au jeûne. On ne les observe que dans le sang fraîchement absorbé.

Tous ces faits montrent que la culture intestinale des trypanosomes pathogènes, chez les Glossines, n'est pas un phénomène spécifique. A ce titre encore, le processus de culture n'apparaît plus que comme tout à fait secondaire; il n'explique en rien le rôle particulier joué par les Glossines vis-à-vis de ces trypanosomes.

Culture et évolution intestinale. — Ces phénomènes de culture nous amènent à des conclusions très différentes de celles que nous avait permis de poser, précédemment, l'examen des cas d'infection naturelle. Nous avons vu, en effet, que dans ces cas les parasites peuvent être rencontrés, en abondance souvent excessive, dans l'intestin des mouches, même en dehors de toute trace de sang. De plus, ils peuvent s'étendre à des régions très diverses du tube digestif, et notamment parvenir jusqu'à l'intestin antérieur: ils ne se localisent nullement dans la partie qui renferme les produits liquides de la digestion. Le fait de pouvoir ainsi subsister dans le milieu intestinal lui-même, comme de véritables parasites propres, indique incontestablement un processus évolutif durable très différent des cultures précédentes. Il s'en distingue d'ailleurs, et par l'intensité remarquable de l'infection qu'il détermine souvent chez les Glossines, et par la morphologie des parasites en question. Il suffit de comparer les figures 34, a, f, de la planche IV, qui représentent des formes intestinales de *T. congolense*, dans les infections naturelles, à celles de la figure 114 (6 et 7) pour être frappé de ces différences. Les organismes sont évidemment modifiés dans le même sens, mais les formes naturelles offrent des dimensions toujours plus grandes que celles qu'on observe, d'ailleurs très difficilement et toujours en petit nombre, au laboratoire, vers le troisième jour.

Ainsi, chez les mouches captives, l'évolution des parasites ne se produit pas comme dans la nature. Dans le premier cas, il se produit une culture éphémère, dans le second un processus évolutif durable, deux catégories distinctes de phénomènes qui n'ont entre elles, vraisemblablement, aucun rapport immédiat.

Koch et Stuhlmann sont cependant parvenus à réaliser, comme on l'a vu, au laboratoire, un commencement d'infection durable, en faisant usage de Glossines (*G. fusca*) récemment écloses de leurs pupes. Les observations du dernier auteur sont surtout démonstratives; il a vu l'infection progresser de l'intestin moyen vers l'intestin antérieur, chez 10 0/0 seulement des insectes, sans arriver pourtant à déterminer l'infection complète du tube digestif et de la trompe.

Nous avons essayé de reprendre avec *G. palpalis* ces expériences ; malheureusement nos recherches n'ont pu porter que sur un nombre insuffisant de Glossines (3). Les résultats négatifs qui les ont suivies ne nous permettent pas de poser des conclusions. Nous dirons seulement, qu'en l'état actuel des choses, une évolution durable des parasites dans le milieu intestinal lui-même, indépendantes du sang digéré qui constitue d'ordinaire le milieu de culture, paraît incontestable.

11. Infection de la Trompe

Les observations relatives à la présence de trypanosomes dans la trompe des Glossines nourries au laboratoire sur des animaux infectés, sont, en dehors des cas d'infection naturelle, peu nombreuses.

BRUCE (1903) considérait la trompe des Glossines, comme sans doute capable de maintenir en vie plus ou moins longtemps les parasites en milieu humide, en empêchant le sang virulent de se dessécher. Il est effectivement parvenu à constater leur présence dans cet organe, mais très rarement et en petit nombre, jusqu'à 46 heures.

NABARRO et GREIG (1905) étudient comparativement les trompes de Stomoxes et de Glossines nourris sur des animaux infectés de trypanosomiasés diverses. Ils constatent que des trypanosomes actifs peuvent être trouvés occasionnellement, mais uniquement chez les Glossines, pendant un temps variant de 2 heures 1/2 à 3 heures 3/4 suivant les virus. Au delà de cette durée, ils n'ont plus rencontré de trypanosomes.

KOCH (1906) et STULHMANN (1907) ne sont pas arrivés à réaliser l'infection expérimentale de la trompe : le processus d'infection durable qu'ils ont constaté dans l'intestin, s'arrête à la limite du proventricule. DUTTON, TODD et HANINGTON (1907), qui ont effectué sur ce sujet un assez grand nombre d'observations, signalent n'avoir jamais constaté la présence de trypanosomes dans la trompe, au delà de 1 heure 3/4. KEYSSELITZ et M. MAYER (1908) mentionnent des « stades d'agglutination de petits trypanosomes » dans la trompe de *G. fusca*, mais uniquement dans les conditions naturelles. Ils ne sont pas parvenus non plus, à infecter d'une façon quelconque les Glossines au laboratoire.

Nos recherches personnelles ont été orientées sur cette question, dès le début, d'une façon toute spéciale. Si, en effet, le pouvoir infectant des Glossines ne dépasse pas 48 ou 72 heures, comme le montrent les expériences diverses des auteurs, c'est qu'une évolution très rapide des parasites se produit dans l'organisme de ces mouches. Or, dans les

conditions du laboratoire, on ne constate jamais, comme nous l'avons vu, que les formes de culture intestinale qui sont localisées dans une partie très reculée du tube digestif, puissent effectivement parvenir vers la trompe, par une infection progressive ou par un déplacement actif, d'ordre chimiotactique, de ces parasites.

D'autre part, si la trompe des Glossines agit simplement en conservant à l'état frais une petite quantité de sang virulent, ce qui revient à l'hypothèse d'un simple transport mécanique, on ne conçoit pas bien, comment des mouches capturées sur un premier animal sain, ainsi qu'il ressort des propres expériences de BRUCE, ne se débarrassent pas complètement, à la piqûre, des parasites contenus dans leur trompe, et sont encore infectantes pour un nouvel animal. Nous avons donc été amené à penser, qu'une évolution particulière avait lieu chez la mouche, et qu'elle devait avoir son siège actif, soit directement dans la trompe, soit dans les parties avoisinantes du tube digestif, telles que le pharynx, le proventricule ou le jabot.

Durée du maintien du sang virulent dans la trompe. — Nos premières recherches ont eu tout d'abord pour objet de préciser la durée du maintien dans la trompe, du sang et des parasites qu'il renferme. Dans les conditions ordinaires, on peut compter de dix minutes à un quart d'heure, pour la disparition complète du sang qui remplit la trompe. Néanmoins cette durée est très variable. Souvent, on rencontre encore du sang et des parasites, trois quarts d'heure et plus après la piqûre. Sa durée maxima constatée a été de 1 heure 1/2, voisine par conséquent de celle qu'ont indiquée DUTTON, TODD et HANINGTON.

Lorsqu'on détache des trompes de Glossines remplies de sang virulent, et qu'on les place en chambre humide dans une goutte d'eau physiologique, sous la lamelle, on constate que les parasites se maintiennent sans modification de forme ni d'activité, pendant tout une journée. Mais ce sont là des conditions anormales et rien n'autorise à penser que, par un processus analogue, les hématozoaires puissent se conserver dans la trompe des Glossines vivantes.

Fixation et transformation des trypanosomes dans la trompe. — En multipliant les recherches précédentes, nous constatons la présence, le 13 janvier 1907, de flagellés particuliers dans la trompe, vide de sang, d'une Glossine nourrie trois jours avant sur une souris infectée à *T. Pecaui*¹. La mouche a été gorgée, le matin, sur un cobaye sain. On ne rencontre aucun trypanosome dans les autres parties du tube digestif, y compris le proventricule et le jabot.

Trois autres mouches, nourries dans les mêmes conditions sur la souris infectée et, après un intervalle de 24 ou 48 heures, sur le cobaye sain, ne présentent rien dans la trompe. Deux d'entre elles, manifestent la culture intestinale ordinaire, au bout de 48 heures. Le cobaye piqué par ces quatre mouches, contracte une infection légère à *T. Pecaui* Lav. typique. Il y a donc lieu de penser fermement que ce sont les trypanosomes contenus dans la trompe qui sont intervenus dans cette transmission.

1. Cette expérience a été publiée en 1907 sous le titre : Transmission de *T. dimorphon* par *G. palpalis*. L'identification de notre virus dimorphe, n'ayant pas été faite à cette époque d'une façon précise, nous croyions avoir eu affaire à un mélange de deux virus, dont l'un représentait *T. dimorphon*. En réalité il s'agissait typiquement, comme nous l'avons reconnu plus tard, des deux formes de *T. Pecaui* Lav..

Les flagellés de la trompe, ont un aspect différent de ceux de l'intestin. Ils présentent une forme en têtard et paraissent adhérer aux parois de l'organe. Mais nous ne parvenons pas à élucider plus nettement leurs particularités morphologiques, ni leur origine.

Le 8 avril, sur *trois Gl. palpalis*, gorgées 48 heures avant sur un rat infecté à *T. gambiense*, une présente dans toute la longueur de la trompe une infection très caractéristique. Toute la cavité est occupée par des flagellés, d'une forme particulière, fixés, soit isolément, soit en petits groupes, par l'extrême bout du flagelle, aux parois intérieures de la trompe (fig. 117). Ils garnissent, en quantité considérable, toute la longueur du tube hypopharyngien à l'intérieur comme à l'extérieur, et l'entrée du pharynx. Très abondants à la face inférieure du labre, on les aperçoit par transparence et sans dissection, formant des rosaces vers la région bulbaire, plus rares et plus clairsemés vers l'extrémité distale de l'organe ; quelques groupements s'observent même, à l'origine du conduit commun des glandes salivaires.

Ces curieux parasites, différents des flagellés observés à l'état naturel, par leur forme courte et lancéolée. Leur extrémité libre est plus ou moins effilée. Ils sont d'ailleurs également aplatis, laminés, et portés par leurs flagelles comme au bout d'une petite tige. Au sein du liquide salivaire où ils baignent, ils paraissent à peu près immobiles. Mais dès les premières atteintes de l'eau physiologique, à la suite d'une compression légère des parois de la trompe, on les voit s'animer de mouvements d'oscillation latéraux, d'abord lents, puis assez rapides. Quelques-uns rapprochent brusquement leur extrémité libre de la surface de fixation, comme pour imprimer une secousse à leur flagelle et se détacher. L'aspect de ces parasites est absolument différent de celui des trypanosomes du sang, et leur fixation très curieuse, leur donne un peu l'apparence d'une colonie rétractée de Vorticellidés à courts pédoncules. Le changement de forme est d'ailleurs tel, qu'on est beaucoup plus tenté d'y voir des parasites accidentels, d'un type assez différent, que des trypanosomes. Lorsque certains d'entre eux sont libérés de leur point d'attache, soit artificiellement, soit à la suite de leurs propres mouvements, ils se déplacent dans le liquide ambiant (salive ou eau physiologique), le flagelle en avant. Dans ce mouvement, la région postérieure reste inerte et rigide, tandis que la partie antérieure, avec le flagelle, est animée d'oscillations rapides. On remarque aussi, au cours du déplacement, une rotation lente des parasites sur eux-mêmes, très nette en raison de l'aplatissement général du corps. Les parasites détachés et circu-

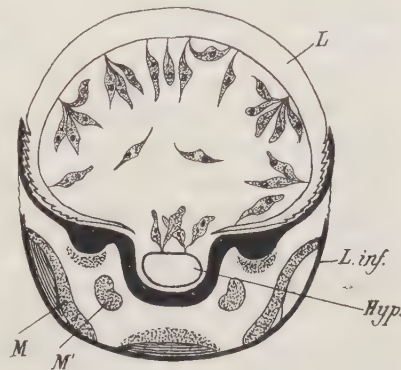


Fig. 117 — Coupe transversale d'une trompe de Glossine infectée. La coupe montre la disposition et l'aspect des parasites fixés aux parois du Labre (L) et de l'hypopharynx (Hyp.). Demi-schématique; la coupe de la trompe est figurée d'après STEPHENS et NEWSTEAD $\times 700$ environ.

L, labre; Hyp. hypopharynx ;
M, M' muscles ; L. inf., lèvre inférieure

lant librement, même en dehors de la trompe et du liquide salivaire, *n'ont pas perdu leur faculté de fixation*, qui est une propriété particulière de leur flagelle. Ils ne tardent pas, en effet, à reprendre leur position primitive, en collant l'extrémité libre de cet organe à un corps quelconque, souvent directement au verre de la lame ou de la lamelle où on les observe ; et leur fixation est telle, qu'on peut faire passer sur la préparation un léger courant d'eau physiologique sans les libérer de leur point d'attache. Leur déplacement à l'état libre n'est donc que passager, et la fixation apparaît comme une propriété durable, caractéristique de ces organismes, indépendante du milieu naturel où ils vivent.

Le 4 octobre, sur *cinq* mouches nourries 48 heures avant sur un cobaye à *T. Brucei* (virus du Zouloulouland, type de l'Institut Pasteur), *une* montre une infection identique du canal de la trompe : les organismes, d'une forme lancéolée semblable à celle des précédents, sont également fixés aux parois chitineuses par l'extrême bout du flagelle, soit isolément, soit en bouquets ; ils sont animés, dans la salive, de légers mouvements d'oscillation latérale, très lents, mais qui s'activent au contact de l'eau physiologique. Ils peuvent se déplacer à petite distance lorsqu'ils sont détachés mécaniquement, pour se fixer à nouveau. Ils sont répandus exclusivement dans la trompe, surtout vers la partie postérieure, et fixés de préférence à la face interne du labre et à l'hypopharynx. Ces observations se confirment pour les deux autres de nos virus.

Le 8 novembre, la trompe d'une glossine, qui a sucé, deux heures auparavant, le sang d'un cobaye infecté au *T. congolense*, montre, par places, de véritables touffes de flagelles fixés, du même type, différents par leur aspect en têtard des formes beaucoup plus effilées constatées dans l'infection naturelle.

Enfin, avec *Tr. Cazalboui*, nous observons le 18 décembre, chez *une* mouche nourrie trois jours auparavant sur une chèvre infectée, la présence des mêmes parasites ; mais certains d'entre eux sont remarquables par l'étirement démesuré de leur région postérieure, qui s'effile en un prolongement grêle et rigide. Ces flagellés s'agitent lentement dans le sérum physiologique, balançant, dans des oscillations latérales de grande amplitude, leur extrémité effilée.

Ces organismes fixés dans la trompe, correspondent-ils réellement à des formes d'évolution des trypanosomes pathogènes ingérés par les mouches au laboratoire, ou bien ne sont ils pas, plutôt, des flagellés d'infection naturelle, analogues à ceux que nous avons déjà signalés pour *T. congolense* dans des cas d'*infection totale* ?

L'observation des mouches témoins nous permet de répondre qu'il s'agit bien d'une infection expérimentale. Dans toute la série de recherches dont le détail est énuméré plus loin, nous n'avons jamais rencontré de semblables parasites chez les témoins, sauf dans un seul lot, qui avait été nourri 24 heures avant sur un cabri supposé sain ; or, un nouvel examen minutieux du sang du cabri, a montré que celui-ci était, en réalité, porteur de trypanosomes du type de *T. congolense* apparus par poussée subite et qui d'ailleurs cessèrent d'être visibles ultérieurement, pendant plus d'un mois. On voit donc que cette exception confirme la règle. Au surplus, tout une série de faits démontrent, ainsi qu'on va le voir, que ce sont bien nos propres virus qui ont infecté nos glossines, dans les conditions de l'expérience.

Evolution des trypanosomes dans le liquide salivaire ; ses caractères

Quelle est l'origine des formes fixées dans la trompe ?

Si, pour des virus tels que *T. gambiense*, *T. congolense*, *T. Pecaudi*, on peut penser tout d'abord, à une origine *intestinale* des formes constatées dans la trompe, il n'en est plus de même pour *T. Casalboui*, et surtout pour *T. Brucei*. Dans ce dernier cas, puisque, comme on l'a vu précédemment, les parasites ne survivent pas dans le milieu intestinal, il faut nécessairement admettre que l'évolution s'est passée *purement et exclusivement dans la trompe elle-même*. D'ailleurs, dans tous les cas d'infection de la trompe que nous avons observés au laboratoire, nous n'avons jamais saisi aucune relation entre les formes rencontrées dans cet organe et les parasites du tube digestif, qui, lorsqu'ils existent, sont toujours localisés dans la région postérieure de l'intestin moyen. Le pharynx, le proventricule, le jabot, ont toujours été trouvés complètement dépourvus de trypanosomes. Exceptionnellement, on voit les parasites de la trompe envahir l'entrée du pharynx et le canal commun des glandes salivaires. Mais, les observations directes ont pu, à cet égard, préciser complètement la question.

Le 26 novembre, sur un lot de 26 *Gl. palpalis* gorgées sur un cobaye infecté au *gambien*, 3 sont trouvées, 4 heures après, la trompe garnie de trypanosomes fixés.

Le 30 novembre, un lot de 8 glossines, ayant été gorgées dans les mêmes conditions, montre chez 2 de ces mouches une infection typique, moins d'une heure après le repas infectant.

Les parasites examinés à ces stades précoces, présentent déjà tous les caractères ordinaires : ils sont laminés, lancéolaires, groupés le plus souvent par bouquets ; parfois ils forment des rosaces volumineuses dont les flagelles sont au centre, comme dans les rosaces de division des cultures.

Ces deux observations montrent que la réalisation du phénomène demande un temps très court.

Les trois glossines de la première expérience, sont trouvées infectées de manière inégale. L'une présente une infection intense, avec des rosaces et des bouquets de parasites, localisés à de certaines places dans la longueur de la trompe ; l'autre, présente un assez grand nombre de parasites à la base de la trompe et très peu dans la longueur du canal ; la troisième ne présente guère que de petits groupes clairsemés, fixés électivement à l'hypopharynx suivant toute sa longueur. Or, ces mouches ont été nourries, au même moment, sur le même animal. La fixation des parasites ne se produit donc pas d'une façon uniforme ; ils ont tendance à se grouper suivant des régions déterminées qui varient avec les glossines et qui apparaissent comme de véritables *centres d'attraction*.

Les deux glossines de la deuxième expérience, qui ont achevé leur repas infectant

trois quarts d'heure auparavant, environ, ne présentent plus dans la trompe aucune trace de sang. On n'y trouve pas non plus de trypanosomes libres. Les parasites sont tous fixés, à peu près en égale abondance et forment des paquets ou des colonies, surtout abondants à la base de l'organe. Très peu d'entre eux sont isolés ; le plus grand nombre sont réunis, à plusieurs, sur le même point. A la dissection, beaucoup sont entraînés en dehors de la trompe, mais ils ne tardent pas à se fixer de nouveau au verre de la lame où l'on peut aisément les observer.

Les parasites, même en dehors de la trompe ne tardent pas à se multiplier par division longitudinale.

En trois quarts d'heure environ, nous assistons à la scission du corps d'un parasite et à la séparation totale du nouvel individu, qui reste fixé à côté du précédent. On voit aussi, de temps à autre, le champ du microscope traversé par des parasites de plus petite taille, arrondis, qui se déplacent le flagelle en avant d'un mouvement très rapide, pour aller, après plusieurs minutes de circulation libre dans l'eau physiologique, se fixer à un autre endroit de la préparation et souvent au milieu d'autres groupes. Au premier abord, on peut croire à des éléments mâles à la recherche de gamètes femelles. Mais aucun des phénomènes ultérieurs perçus à l'état vivant, ni dans les préparations colorées, n'autorise cette manière de voir. Il est vraisemblable que ce sont simplement de jeunes individus issus, par division inégale, des formes fixées, et qui se déplacent quelque temps à l'état libre, au moment de leur séparation.

Ces observations montrent, déjà, que l'évolution particulière du *T. gambiense* à l'intérieur de la trompe, offre un caractère absolument spécial, en raison même de la rapidité extrême avec laquelle elle se produit. En moins d'une heure, les parasites ont subi leur importante transformation, et se multiplient sur place par division. Quatre heures après le repas infectant, la cavité de la trompe peut être obstruée par des agglomérations abondantes, par de véritables rosaces de parasites fixés en nombre considérable au même point.

Un peu antérieurement, nous avons déjà pu faire une observation analogue relative à *Tr. congolense*. Le 8 novembre (exp. IV) une glossine, qui avait été gorgée sur un cobaye fortement infecté, est examinée deux heures et demie après ce repas. On trouve, dans la lumière de la trompe, des agglomérations importantes de parasites, groupés en rosaces à la manière ordinaire.

Les observations peuvent être poussées plus loin encore avec l'agent pathogène du Nagana.

Le 17 décembre, on observe dans la trompe d'une glossine, nourrie 45 minutes auparavant sur un cobaye fortement infecté, de nombreux parasites fixés. La lumière de l'organe est encore pleine de globules sanguins, mais on ne rencontre plus aucun trypanosome libre non modifié, comparable aux formes du sang circulant du cobaye. Il est donc manifeste, ici, que les flagellés fixés aux parois de la trompe dérivent réellement de la transformation *sur place* des trypanosomes absorbés avec le sang. Ces parasites sont très abondants, et forment, en particulier à la face interne du labre, trois volumineux faisceaux qui correspondent à autant de centres d'attraction où les hématozoaires ont été se fixer de préférence, tandis que d'autres se sont établis isolément ou par petits groupes le long du labre et de l'hypopharynx.

La transformation des flagellés, après un temps aussi court, aboutit à des formes qui sont déjà tout à fait semblables à celles des cas précédents. Nous sommes, dès lors, amené à penser que le phénomène doit se produire, *au cours même de la succion du sang*, d'une façon presque immédiate, et de nombreuses recherches sont entreprises dans cet ordre d'idées.

Le 2 janvier, parmi un grand nombre de glossines sacrifiées sans résultat un quart d'heure après la piqure, *une seule* révèle l'existence d'un parasite fixé, *unique*, qui se balance sur son flagelle tout à fait vers la base de la trompe. Malgré toutes nos recherches, il est impossible d'en rencontrer d'autres. Dans le proventricule et l'œsophage, comme dans le reste du tube digestif, on n'observe que des parasites normaux du sang circulant, pour la plupart déjà inertes et vacuolisés.

La fixation du trypanosome unique a donc été très rapide. Comme d'autre part les trypanosomes abondaient dans le sang de l'animal, on voit aussi, par surcroît, que tous les trypanosomes ne paraissent pas aptes à évoluer de cette manière et que le suc salivaire ne paraît pas exercer la même action chez tous.

Le 5 janvier, 9 *Gl. palpalis* sont successivement examinées, *au moment même* de la succion. Chez l'*une* d'entre elles, on peut voir, moins de dix minutes après l'interruption du repas, un assez grand nombre de trypanosomes déjà fixés, au milieu du sang qui remplit la trompe ; d'autres se déplacent librement sans avoir perdu leur forme initiale. L'observation en est rendue difficile, en raison du grand nombre de globules rouges qui masquent leurs mouvements. Pourtant, l'un de ces trypanosomes peut être suivi. On le voit s'arrêter en un point du labre et soudain, se dressant verticalement sur son flagelle, vibrer sur place avec une vitesse extrême, comme une lame de métal. Bientôt le mouvement se ralentit, se réduit à des oscillations presque régulières, et le parasite se présente dès lors sous l'aspect et les mouvements caractéristiques d'un flagellé fixé. A aucun moment on ne peut surprendre de processus de conjugaison d'une forme quelconque. Tous les trypanosomes, d'ailleurs, ne se fixent pas. Un grand nombre de ceux qui restent à l'intérieur de la trompe, quoique soumis d'une façon permanente à l'action du suc salivaire, ne subissent aucune modification apparente.

Pourtant, ils ont dû éprouver d'une certaine manière l'action excitatrice de ce liquide, car ils ne tardent pas à mourir au contact de l'eau physiologique, ce que ne font pas les trypanosomes prélevés directement dans le milieu sanguin.

En effet, les formes fixées, détachées de leur point d'adhérence par dissection de la trompe dans l'eau physiologique, reprennent leur position habituelle en se fixant au verre, mais, peu de temps après, leurs mouvements se ralentissent et en moins d'une heure ou trouve inertes et mortes la plupart de ces formes. Cette diminution de résistance est frappante, si l'on songe qu'après quelques heures de séjour dans la trompe, les mêmes parasites ne semblent plus aucunement gênés par le changement du milieu ; il faut y voir l'indice d'une altération de leur vitalité initiale, consécutive à de brusques et radicales transformations.

A la lumière de ces observations diverses, le phénomène se résumera de la façon suivante : *Les Trypanosomes pathogènes peuvent se fixer sur place, par l'extrémité du flagelle, aux parois de la trompe de certaines Glossines, au cours même de l'absorption du sang ; cette fixation est immédiate, suivie d'une multiplication rapide au sein du*

liquide salivaire. Une partie seulement des trypanosomes absorbés avec le sang évolue de cette manière. Les formes fixées ont tendance à se grouper, suivant certaines zones des parois de la trompe, en bouquets ou en rosaces ; elles conservent, en dehors de la trompe, leurs modifications de forme et leur tendance à la fixation.

Une des caractéristiques de ce phénomène singulier, c'est qu'il se produit *exclusivement dans la salive* des Glossines, sans aucun mélange de ce liquide avec le liquide intestinal. On trouve, en effet, les trypanosomes groupés d'une manière élective le long de l'hypopharynx, souvent dans sa lumière, ou à l'intérieur du canal commun des glandes salivaires, à son contact avec l'hypopharynx : à cet endroit, il ne peut y avoir aucun mélange des liquides émanés de l'intestin, avec la salive. Le fait est démontré, d'ailleurs, par la sensibilité spéciale de *T. Brucei* qui meurt rapidement dans le milieu intestinal, même dans l'œsophage, alors qu'il subsiste parfaitement dans la trompe, jusqu'à l'entrée du pharynx. C'est, en somme, à des qualités spéciales de ce liquide salivaire que le phénomène est lié.

Comme BRUMPT (1906) l'a observé pour les trypanosomes des poissons qui évoluent dans le tube digestif des sangsues, où ils donnent des formes semblables, ainsi que nous le verrons plus loin, à celles de la trompe des Glossines, les modifications subies par les trypanosomes pathogènes dans cet organe, sont dues à une action *vitale* des parasites, et non simplement à une réaction provoquée par le milieu physique où ils se développent. La preuve en est que tous les trypanosomes ne se fixent pas parmi ceux qui traversent la trompe.

Conditions de fréquence du phénomène ; sa durée

Nous avons réalisé un assez grand nombre d'expériences afin de déterminer les conditions de fréquence relative de ce singulier phénomène de fixation, et la durée de maintien des parasites dans le milieu salivaire. On va voir ainsi s'accuser des variations importantes suivant les différents virus, qui confirmeront la réalité de nos observations. Répétons d'autre part, une fois pour toute, à ce sujet, que les mouches témoins, nourries sur des animaux sains, n'ont jamais été trouvées infectées. Une seule fois cependant, sur un lot de 16 Glossines témoins, nourries sur un cabri supposé sain à la suite d'examens antérieurs, deux des mouches ont présenté des parasites dans leur trompe ; or le sang du cabri examiné aussitôt, nous a révélé l'existence de trypanosomes du type de *T. congolense*. Cette exception confirme donc magistralement la règle, puisque c'est l'infection des mouches qui a permis de prévoir, ici, l'infection du mammifère¹.

1. Cette remarque nous permet d'attirer l'attention sur les précautions de toutes sortes dont on doit s'entourer dans ces expériences ; elle montre comment il faut être en éveil constamment contre des

a) *Trypanosoma Brucei*

Le tableau suivant réunit l'ensemble de nos expériences sur l'infection de la trompe par le virus du Nagana.

TABLEAU I

	Date du repas infectant	Nombre de glossines	Nature de l'animal	Nombre de parasites dans le sang	Date de l'examen des trompes	Intervalle depuis la dernière piqûre infectante	Nombre de glossines reconnues infectées	Sexe des glossines infectées
I. — Repas infectant unique.								
Exp. I	2 octobre	5	cobaye	tr. = nombreux	4 oct.	48 h.	1	♂
II	7 octobre	4	id.	tr. = t. nombreux	8 oct.	24 h.	0	
III	8 octobre	5	id.	tr. = t. nombreux	10 oct.	48 h.	0	
IV	12 octobre	14	id.	tr. = t. nombreux	13 (1 glos.) 14 (13 glos.)	24 h.	1	♀
						48 h.	0	
V	6 novembre	7	id.	tr. = a. nombreux	9 nov.	72 h.	0	
VI	10 novembre	4	id.	tr. = a. nombreux	10 {	1 glos. 1 h.	0	
						3 glos. 5 h.	0	
VII	11 novembre	14	id.	tr. = exc. nombreux	13 {	5 glos. 48 h.	1	♂
						9 glos. 56 h.	0	
VIII	19 novembre	10	id.	tr. = t. nombreux	21 nov.	56 h.	0	
IX	27 décembre	12	id.	tr. = nombreux	27 déc.	20 m.	1	♂
X	2 janvier	3	id.	tr. = nombreux	2 janv.	45 m.	1	♂
XI	3 janvier	10	id.	tr. = t. nombreux	7 janv.	4 jours	0	
XII	5 janvier	9	id.	tr. = t. nombreux	5 janv.	5 m.	1	♂
II. — Repas infectants multiples.								
XIII	du 13 au 24 janv.	14	chien	tr. = nombreux	25 janv.	24 h.	2	♂♂
XIV	du 31 au 6 fév.	17	chat	tr. = a. nombreux	7 févr.	24 h.	2	♀♂

causes d'erreur multiples. Le cabri qui était parqué au laboratoire dans une enceinte grillagée depuis plus de deux mois, n'avait jamais présenté de trypanosomes à l'examen direct. Il a fallu la circonstance en question pour nous permettre de les apercevoir, car ils ont disparu peu de jours après.

Au total, sur 128 Glossines nourries sur des animaux toujours fortement infectés, nous avons observé *dix* fois la fixation des trypanosomes, soit sur 7,8 0/0 des mouches.

Si l'on fait les pourcentages d'infection des trompes, aux temps divers, après un repas unique sur l'animal trypanosomé, on obtient les chiffres suivants :

Moins de 5 heures après le repas infectant.	10,7 0/0
De 24 à 48 heures.	9,09 0/0
Au delà de 48 heures.	0 0/0

Dans les expériences XIII et XIV où les mouches ont été soumises à des repas infectants répétés, la proportion des Glossines parasitées s'élève au contraire, pour un intervalle minimum de 24 heures après le dernier repas infectant, à 12,9 0/0. Dans ces deux derniers cas l'examen des parasites, aussi bien à l'état frais qu'à l'état coloré, nous a montré que beaucoup d'entre eux étaient morts sur place, ou en voie de nécrose ; d'autres avaient acquis un allongement considérable, que l'on ne rencontre jamais dans les infections dont la durée ne dépasse pas 24 ou 48 heures. C'est donc la preuve que, dans ces cas, la fixation des flagellés dans la trompe remontait à un laps de temps plus considérable. Néanmoins, on peut affirmer que la durée du maintien à l'état normal du *T. Brucei* fixé dans le liquide salivaire, *n'excède guère deux à trois jours*.

En effet, l'élévation légère du chiffre d'infection dans ces deux expériences, prouve que certaines mouches peuvent ne pas s'infecter une première fois, malgré le grand nombre de trypanosomes qu'elles ingèrent, alors qu'elles pourront le faire ultérieurement au moment d'un nouveau repas infectant. Or, la même expérience réalisée avec *T. gambiense*, fournit un pourcentage d'infection, comme nous le verrons, beaucoup plus élevé, alors qu'après un repas infectant unique ce chiffre est sensiblement le même, dans les limites de 48 heures, que celui qu'on obtient avec le Nagana. Cette différence se conçoit aisément, si l'on songe à la durée de survie beaucoup plus grande du *gambiense* dans la trompe (voir p. 558). Avec *T. Brucei*, un certain nombre d'infections ont pu se produire, au début, dans le cours de l'expérience, qui ont disparu au moment de l'observation, ce qui explique que le chiffre des Glossines portuses de trypanosomes ne paraît pas augmenter beaucoup.

b) *Trypanosoma congolense*

Avec *Tr. congolense* nous avons obtenu les résultats suivants :

TABLEAU II

	Date du repas infectant	Nombre des Gl. dans les lots successifs	Nature de l'animal	Parasites dans le sang	Date de l'examen des trompes	Intervalle depuis la dernière piqûre infectante	Nombre de glos-sines reconnues infectées	Sexe des glos-sines infectées
I. — Repas infectant unique.								
Exp. I	8 juillet	2	cobaye	t. nombreux	9 juil.	24 heures	0	
II	22 juillet	6	id.	t. nombreux	30 juil.	192 heures	0	
III	23 septembre	2	brebis	t. nombreux	27 sep.	48 heures	0	
IV	8 novembre	1	cobaye	t. nombreux	8 nov.	2 heures	1	♂
V	10 novembre	9	id.	exc. nombr.	10 nov.	de 1 à 5 heures	0	
VI	8 novembre	12	id.	t. nombreux	12 nov.	96 heures	1	♂
VII	12 novembre	8	id.	t. nombreux	13 nov.	24 heures	0	
VIII	14 novembre	8	id.	t. nombreux	16 nov.	48 heures	0	
IX	21 novembre	15	id.	nombreux	24 nov.	76 heures	1	♂
X	27 décembre	16	cabri	a. nombreux	29 déc.	48 heures	2	♂♀
XI	3 janvier	8	id.	a. nombreux	8 janv.	120 heures	1	♂
II. — Repas infectants multiples.								
XII	17, 18, 19, 20, 21 déc.	8	cobaye	t. nombreux	23 déc.	48 heures	0	

Sur un total de 95 mouches examinées au cours de ces expériences, nous avons observé 6 fois l'infection de la trompe, soit une proportion assez faible de 6,3 0/0 seulement. Ce chiffre est sensiblement moins élevé que celui que nous avons obtenu avec *Tr. Brucei*. Or, il faut remarquer que l'abondance relative des trypanosomes dans le sang des animaux piqués est intervenue, dans la réalisation du phénomène, d'une façon inverse de celle que l'on pouvait espérer. L'infection semble avoir été plus facile, lorsque les mouches ont été gorgées sur des cabris dont le sang n'était pas très riche en parasites, que lorsqu'on a fait usage de cobayes, chez lesquels les trypanosomes

étaient toujours infiniment plus nombreux ; avec les cobayes, nous n'avons réussi à infecter que 3 mouches sur 73, tandis qu'avec le cabri, 3 sur 15 se sont contaminées. On voit donc que la nature de l'animal piqué n'est pas sans influencer la fréquence relative de ce singulier processus évolutif, ce qui complique encore considérablement son interprétation scientifique.

L'expérience X tend à montrer que, malgré des repas infectants multiples, la proportion des Glossines contaminées n'augmente pas. Dans cette expérience, les mouches ont été placées, tous les jours, en contact avec un cobaye fortement infecté, pendant cinq jours. Le résultat est resté négatif. La même expérience reprise sur le cabri infecté aurait peut-être fourni des résultats quelque peu différents : nous verrons, en effet, que pour le *gambiense* les résultats sont loin d'être les mêmes.

L'expérience XI fixe à cinq jours le *maximum probable* de survie de *Trypanosoma congolense*, dans le milieu salivaire des Glossines. L'examen pratiqué vers la fin du cinquième jour après le repas sur l'animal infecté, a montré, chez une mouche, quelques rares parasites fixés isolément, et d'une manière exclusive, le long de l'hypopharynx. Cette réduction remarquable du nombre des parasites, permet de penser qu'on touchait au terme de leur évolution dans la trompe. Or, il est intéressant de faire remarquer ici, que les mouches avaient été nourries à trois reprises différentes sur un animal sain, après leur repas infectant du 3 janvier. On voit donc que la trompe des mouches infectées ne se débarrasse pas complètement de ses parasites au cours de piqûres répétées. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce fait à différentes occasions.

c) *Trypanosoma gambiense*

Les expériences réalisées avec *Tr. gambiense* offrent un intérêt tout spécial, aussi avons-nous cherché à les répéter le plus possible. Le tableau III, ci-contre, les résume.

Sur 168 mouches, nous avons observé 16 fois les parasites dans la trompe, soit une proportion de 9,5 0/0 de réussite.

En décomposant ce chiffre global d'infection suivant les temps divers des expériences et leur forme propre, on obtient des résultats intéressants.

Il faut mettre à part, tout d'abord, les expériences XV et XVI dans lesquelles les mouches ont été soumises à des repas infectants multiples. Parmi les autres, où les Glossines n'ont été nourries qu'une fois sur l'animal infecté, nous retrancherons les expériences V et VI, comme faites en dehors des conditions normales, à une température de 35° C. à l'étuve. Elles montrent cependant que l'élévation de la température n'intervient pas manifestement dans le phénomène (p. 560).

TABLEAU III

	Date du repas infectant	Nombre des glossines dans les lots successifs	Nature de l'animal	Parasites dans le sang	Date de l'examen des trompes	Intervalle depuis la dernière piqûre infectante	Nombre de glossines reconnues infectées	Sexe des glossines infectées
I. — Repas infectant unique.								
Exp. I	6 avril	3	rat	a. nombreux	8 avril	48 heures	1	♀
II	2 et 4 octobre	8	id.	a. nombreux	5 octobre	24 heures	0	
III	8 octobre	4	id.	a. rares	10 octobre	48 heures	1	♂
IV	9 octobre	6	id.	a. rares	10 octobre	24 heures	0	
V	23 octobre	3	id.	a. nombreux	24 octobre	16 heures	0	
VI	24 octobre	6	id.	a. nombreux	25 octobre	24 heures	0	
VII	28 octobre	10	id.	t. nombreux	29 et 30 octobre	24 et 48 heures	0	
VIII	29 octobre	12	cobaye	a. nombreux	31 octobre	48 heures	0	
IX	30 octobre	12	id.	a. nombreux	1 ^{er} novembre	56 heures	1	♂
X	1 ^{er} novembre	15	id.	nombreux	6 novembre	120 heures	1	♂
XI	4 novembre		id.	a. nombreux	6 novembre	48 heures	0	
XII	14 novembre	21	id.	a. nombreux	16 nov. (4 mouches) 17 nov. (5 mouches) 18 nov. (12 mouches)	48 heures 72 heures 36 heures	0 0 0	
XIII	26 novembre	26	id.	a. nombreux	26 novembre	4 heures	3	♂
XIV	30 novembre	8	id.	nombreux	30 novembre	1 heure	2	♂
II. — Repas infectants multiples.								
XV	du 10 nov. au 1 ^{er} déc.	3	cobaye	a. nombreux	1 ^{er} décembre	24 heures	1	♂
XVI	du 23 nov. au 30 nov.	20	id.	a. nombreux	2 déc. (8 mouches) 5 déc. (12 mouches)	48 heures 120 heures	3 2	♂ ♂ ♀

Infection unique. — Pour un repas infectant unique, on voit ainsi que les pourcentages de Glossines infectées sont :

Moins de 5 heures après le repas infectant de	14,7 0/0
De 18 à 48 heures	5 0/0
De 56 à 120 heures	4 0/0.

Infections répétées. — Ces proportions augmentent considérablement lorsque, pendant plusieurs jours, les mouches sont mises en état de se gorger de sang virulent. Dans l'expérience XV les Glossines ont été nourries tous les trois jours environ, pendant 20 jours, exclusivement sur l'animal infecté ; *une* a été reconnue infectée. Dans l'expérience XVI les mouches l'ont été *tous les jours*, pendant une semaine. Huit d'entre elles ont été examinées, 48 heures après leur dernier repas, et *trois* ont été reconnues infectées. Des douze autres Glossines examinées 5 jours après, *deux* ont encore montré des trypanosomes à un état plus ou moins précaire.

La proportion d'infection des trompes deviendrait alors dans ces deux expériences :

De 24 à 48 heures après le dernier repas infectant, de	36,3 0/0
120 heures	16,6 0/0.

Sans prendre ces différents chiffres sous une forme absolue, en tenant compte des aléas divers auxquels sont soumises ces expériences et ces observations, on peut cependant en dégager manifestement les conclusions suivantes :

1° *Dans beaucoup de cas, les formes fixées du T. gambiense dans le liquide salivaire ne durent que quelques heures. D'autres peuvent se maintenir beaucoup plus longtemps, au moins pendant cinq jours, malgré plusieurs prises de sang frais.*

2° *Certaines Glossines qui ne s'infectent pas lors d'une première piqure, pourront le faire ultérieurement, et les chances de contamination d'un lot de Glossines seront d'autant plus grandes, que les mouches trouveront plus fréquemment à s'alimenter de sang virulent.*

Ces faits prouvent que le phénomène initial d'où résulte la fixation des trypanosomes, est essentiellement instable. Il peut se produire à des degrés divers, durer un temps plus ou moins long, et apparaître à des moments variés.

La durée maxima de survie du *gambiense* dans la trompe, n'a pas été déterminée avec certitude. On peut dire seulement, que cette durée est certainement plus considérable que celle du *congolense*. Au cinquième jour, on retrouve encore avec le *Gambiense*, un nombre très considérable de parasites fixés, alors qu'avec le second virus ils sont devenus très rares à cette date. De plus, comme nous le verrons plus loin, des transformations morphologiques importantes apparaissent, dès le troisième jour, chez les formes fixées du *congolense*, qui présagent le terme prochain de l'évolution des flagellés dans la salive. Avec le *gambiense* il n'en est pas ainsi. Les formes au cinquième jour ont conservé, malgré une réduction de taille, les caractères morphologiques typiques qu'elles possédaient aux premières heures : rien n'indique l'épuisement de leur vitalité.

Dans l'expérience XVI, les deux mouches reconnues infectées le 5 décembre n'ont plus montré de parasites vivants. Seuls ont été rencontrés de petits îlots de flagellés, parfaitement reconnaissables, dans leur position de fixation, mais qui ne présentaient

plus aucun indice de mouvements propres. Il apparaît donc que les parasites *meurent sur place*, sans se détacher, lorsque les conditions du milieu salivaire leur deviennent défavorables. Si, dans cette expérience, la fixation initiale des trypanosomes remontait, comme il est probable pour quelque une des Glossines au moins, aux premiers des repas infectants, la durée de séjour des parasites en état de vie dans la trompe, atteindrait alors aisément *une dizaine de jours*.

d) — *Trypanosoma cazalboui*

Les recherches faites avec le *Tr. cazalboui* Lav. n'ont pas été aussi nombreuses qu'avec les virus précédents, aussi est-il plus difficile d'en déduire quelques conclusions relativement au pourcentage d'infection et à la durée normale de séjour des parasites dans la trompe. Le tableau IV résume les expériences.

TABLEAU IV

	Date du repas	Nombre de glossines	Nature de l'animal	Trypanosomes dans le sang	Date de l'examen	Inter- valle	Nombre de glossines infectées	Sexe
Exp. I	23 septembre	4	brebis	nombreux	27 sept.	48 h.	0	
II	3 décembre	20	cabri	t. rares	5 déc.	48 h.	0	
III	18 décembre	8	id.	a. nombreux	22 déc.	90 h.	1	♂
IV	22 décembre	9	id.	a. nombreux	24 déc.	48 h.	1	♀

Dans l'expérience III, l'infection constatée le 22 décembre, le quatrième jour après le repas infectant, s'est montrée très remarquable. Certains des parasites avaient atteint des dimensions considérables; groupés en faisceaux, ils oscillaient lentement sur leurs flagelles, tandis que leur extrémité postérieure étirée en un long filament rigide, obstruait en partie la lumière de la trompe. D'autres formes, mobiles, se déplaçaient librement dans la cavité de l'organe sous l'aspect trypanosome. On voit donc apparaître, à ce stade où l'infection est encore très intense, des modifications intéressantes des parasites, sur lesquelles nous insisterons plus en détail dans la partie morphologique de cette étude, et qui présentent un double aspect: l'allongement démesuré des formes fixées, d'une part, et la réapparition des formes trypanosomes mobiles, de l'autre. Dans l'expérience IV nous n'avons rencontré que des formes fixées, courtes, analogues au type ordinaire.

En reprenant l'ensemble des données fournies par ces expériences, avec nos différents virus, on peut reconnaître, à côté de quelques divergences spécifiques de second ordre qui différencient, à cet égard, assez nettement chaque espèce de trypanosome, une allure commune à ces processus d'évolution des parasites dans la trompe.

La fixation des trypanosomes, qui s'accompagne d'une évolution particulière dans le liquide salivaire, *est un phénomène rare* ne se produisant jamais que chez *un très petit nombre* de Glossines. Ce chiffre atteint à peine 10 0/0 en moyenne, dans les meilleures conditions possibles, lorsque les mouches ne sont mises qu'une seule fois en contact avec l'animal porteur de virus. Il augmente d'une façon sensible, au moins pour certains virus, lorsqu'il y a répétition des repas infectants. Les Glossines qui ne se sont pas contaminées une première fois, ne sont donc pas définitivement réfractaires à l'évolution des parasites : elles peuvent s'infecter ultérieurement.

Influence du sexe. — Le phénomène se produit dans les deux sexes, mais il est beaucoup plus fréquent chez les mâles. Dans l'ensemble de nos expériences, 7 femelles ont été reconnues infectées, et 26 mâles, sur un total de 432 mouches. En tenant compte de la rareté relative des femelles dans les lots de Glossines, capturées au dehors, qui ont servi à nos recherches (28 0/0 de femelles contre 72 0/0 de mâles), on voit que la proportion réelle des femelles infectées ne serait que de 5,8 0/0, alors que celle des mâles atteindrait 8,3 0/0. Les chances d'infection de ces derniers sont donc légèrement plus grandes que celles des femelles.

Influence de l'âge. — L'âge des Glossines paraît intervenir, d'une façon qui n'est pas négligeable, dans la réalisation du phénomène. Des Glossines fraîchement issues des pupes et qui se nourrissaient de sang pour la première fois, ne se sont pas infectées. Mais, d'autre part, nous avons pu remarquer que les mâles porteurs de parasites étaient de préférence des individus agiles, avides de piquer, dont les pièces chitineuses de la trompe étaient plus transparentes et plus souples, ce qui semble indiquer un âge peu avancé. Avec les femelles, au contraire, nous avons constaté plusieurs fois l'infection de la trompe, chez des individus âgés, aux ailes usées : une fois, entre autres, chez une Glossine élevée au laboratoire *depuis plus de trois semaines*, et qui avait déjà subi deux parturitions en captivité. Ils en résulte donc que les mâles jeunes et les femelles âgées, soient plus aptes que d'autres à subvenir à l'évolution des parasites.

Influence de la température extérieure. — Après avoir constaté plusieurs fois l'existence d'une infection de la trompe, chez des Glossines qui avaient piqué aux heures les plus chaudes de la journée, par une température supérieure à 30° C., à l'ombre, nous avons pensé que la température extérieure pouvait avoir une influence dans le déterminisme du phénomène et, qu'en particulier, on pouvait avoir plus de chances de le voir se produire, à une température voisine de celle du sang des mammifères.

Ultérieurement, il a été reconnu que l'infection apparaissait de la même manière, chez les mouches élevées à la température constante de 25-26° C. du laboratoire. Pour éclaircir définitivement le fait, nous avons soumis des mouches à la température de 35°, avant et après leur repas infectant (*T. gambiense*, exp. V et VI) : aucune infection n'a été constatée. La température extérieure ne paraît donc pas jouer de rôle particulièrement appréciable, dans la fixation des trypanosomes.

La conclusion la plus logique de ces différentes constatations, c'est que le curieux phénomène est lié, avant tout, *aux qualités intrinsèques de la salive des différentes Glossines*. Nous avons vu, dans la première partie de ce travail, que des différences considérables pouvaient être constatées dans les réactions inflammatoires et douloureuses déterminées par les piqures de ces mouches. Ces différences témoignent de la grande variabilité de leur suc salivaire. Il n'est pas étonnant, dès lors, d'observer une variation non moins grande, dans la réaction de ce liquide sur les trypanosomes ingérés.

Le phénomène de la fixation paraît relever, comme influence initiale, d'une action agglutinante spécifique. La formation des bouquets, des rosaces, dès les premiers moments de la préhension du sang virulent, en est un indice assez net. Mais une grosse différence existe ici, avec ce qui se passe dans le milieu intestinal, c'est que l'agglutination a lieu par l'extrémité flagellaire, et non par la partie postérieure du corps : elle est donc de nature très différente de celle qui se produit dans le tube digestif, soit, comme nous l'avons vu, dès les premiers moments de l'absorption du sang, soit vers la fin de la culture. Le phénomène qui a son siège dans le milieu salivaire est donc, dès le début, d'un type très particulier ; nous le démontrerons d'ailleurs amplement dans la suite de cette étude, en le comparant avec ce qui se passe dans le tube digestif.

Durée d'infection comparée du tube digestif et de la trompe. — L'un des faits les plus remarquables de l'évolution des trypanosomes dans le milieu salivaire, est la survie toujours plus longue de ces parasites, lorsqu'on la compare à celle qu'ils présentent dans le milieu intestinal, tout au moins dans les infections expérimentales. L'infection de la trompe est plus rare, presque exceptionnelle, mais elle dure plus longtemps que celle de l'intestin.

Avec *T. gambiense*, par exemple, la durée normale moyenne de l'infection intestinale, d'après les observations de MINCHIN comme d'après les nôtres, n'excède guère 4 jours. Exceptionnellement, nous avons pu rencontrer encore quelques parasites, dans deux cas seulement, au 5^e et au 7^e jours. L'infection salivaire, au contraire, peut être considérée comme atteignant normalement cette limite ; il est probable même qu'elle la dépasse. Pour *T. congolense*, la durée maxima de la culture intestinale est de 4 jours : elle atteint 5 jours dans la trompe. Avec *T. Cazalboui* la différence s'accroît : les parasites qui s'agglutinent et prennent des formes d'involution dans l'intestin, dès le premier jour, n'y ont jamais été rencontrés au delà de 48 heures. Dans la trompe, au contraire, ils sont encore très abondants au 4^e jour. Mais comme nous l'avons vu, c'est encore *T. Brucei* (type Zouloulou) qui présente à cet égard les particularités les plus frappantes. Ce virus, qui se détruit *immédiatement* dans l'intestin chez *Glossina palpalis*, et ne présente aucune tendance à la culture, se maintient au contraire facilement pendant 48 heures en milieu salivaire¹. Ainsi se trouvent confirmés plusieurs faits importants.

1. L'emploi de ce virus lève toute discussion au sujet de l'origine des flagellés fixés dans la trompe. Il nous permettra aussi plus loin de poser des conclusions intéressantes relativement à la spécificité d'action de certaines glossines vis-à-vis de certains virus. C'est un plaisir bien vif pour nous, que de rappeler à cette occasion tout ce que nous devons à l'obligeance inépuisable de M. Mesnil, qui nous a fait parvenir ce virus au Congo, et qui s'est associé d'une façon intime à l'élaboration de ce travail, par des conseils, des renseignements bibliographiques et des avis pratiques de toutes natures.

1° *L'indépendance complète des deux formes d'évolution des parasites dans l'intestin et dans la salive.*

2° *Les différences spécifiques entre les virus.*

Dans le cas de la culture intestinale, nous avons vu que l'arrivée nouvelle du sang frais au moment des piqûres, n'empêchait pas la disparition des parasites de l'intestin : il semble que ceux-ci, lorsqu'ils sont adaptés à un milieu de sang digéré, où leur multiplication est intense, ne puissent plus s'accommoder aisément du liquide sanguin normal qui leur est à nouveau fourni : ils disparaissent en grande partie avec les résidus de digestion du sang où ils cultivent. On pourrait croire qu'il en est ainsi, à plus forte raison, dans la cavité de la trompe, et que cet organe doive se débarrasser des parasites qu'il renferme, au moment des nouvelles piqûres, simplement en raison de la substitution du sang au liquide salivaire pur. Or il n'en est rien : la trompe ne se lave pas des flagellés qui sont fixés à ses parois, lorsque l'organe est plongé à différentes reprises sous la peau d'un animal sain, et les parasites ne sont pas entraînés par le courant de la masse sanguine, dans la direction de l'intestin, tout au moins en quantité appréciable. Les observations suivantes le démontrent.

Le 13 novembre, une glossine nourrie 48 heures auparavant sur un cobaye à *Tr. Brucei*, pique à 9 reprises différentes une souris. Aussitôt après la dernière piqûre, la trompe de la mouche est détachée et examinée. On la trouve pleine du sang absorbé, au sein duquel s'agitent des groupes de parasites qui sont restés fixés aux parois dans leur position habituelle. Seuls, des mouvements plus rapides indiquent les changements survenus dans le milieu qui les entoure.

Le 2 décembre 8 glossines soumises antérieurement à des repas infectants multiples au *T. gambiense*, sont nourries sur un singe neuf. Examinées de 5 à 10 minutes après, 4 d'entre elles présentent l'infection de la trompe.

Les expériences VI, IX, XII, avec *Tr. congolense* (Tableau II), confirment ce fait. L'infection de la trompe a été encore constatée, malgré respectivement 1, 2, et 3 piqûres sur un animal neuf, auxquelles les mouches ont été soumises après un intervalle, d'un jour au moins postérieur au repas infectant. De même avec *T. gambiense* dans les expériences X et XVI.

Ces observations montrent combien la fixation des parasites aux parois de la trompe est intense et durable, malgré son instabilité apparente. Ainsi s'explique que des piqûres de la même glossine puissent infecter consécutivement plusieurs hôtes.

Lorsque les trypanosomes sont détachés de la trompe, ils vont se fixer, après avoir nagé quelque temps librement, au verre de la lame ou de la lamelle, dans la préparation où on les observe : leur adhérence à ce nouveau point d'attache, dans l'eau physiologique, est d'ailleurs aussi énergique que lorsqu'ils sont fixés aux parois du labre ou de l'hypopharynx. Un léger courant d'eau ne les entraîne pas. Le phénomène est donc lié à une modification particulière du flagelle, à une propriété nouvelle du parasite, et non à une viscosité spéciale de la salive de la mouche. Puisqu'il continue à se manifester, en dehors de la trompe, dans un milieu tel que la solution physiologique, on comprend que le mélange momentané du liquide sanguin au milieu salivaire, au moment des prises de sang, puisse être sans action sur lui.

Caractères morphologiques des parasites fixés

Technique. — Pour obtenir des préparations de trompes infectées, *in toto*, ou mieux de certaines pièces, plus facilement étudiables en raison de leur transparence, comme le labre ou l'hypopharynx, nous avons procédé de la façon suivante :

1° Dissection rapide sous l'eau physiologique de la pièce à l'état frais.

2° Fixation en milieu humide aux vapeurs osmiques d'une solution à 1 0/0, pendant 3 minutes.

3° Coloration à l'hématoxyline ferrique et montage au baume.

On ne peut avoir, par ce procédé, que des pièces instructives en ce sens qu'elles montrent les parasites dans leur position normale de fixation aux parois de la trompe (Pl. I, fig. 6), mais qui ne permettent pas d'études cytologiques bien précises. Pour suivre les détails de structure, avec quelque netteté, il est indispensable de libérer au préalable les trypanosomes de leur point d'attache, de les fixer et de colorer sur lame. Nous opérions alors de la manière suivante :

La trompe étant ouverte dans l'eau physiologique sur la lame, nous passions lentement à plusieurs reprises, en surveillant l'opération au microscope, la pointe d'une aiguille sur les différentes pièces, afin de détacher les parasites. Il est utile d'attendre alors quelques minutes jusqu'à ce que ceux-ci aient repris leur fixation initiale sur la lame. On ajoute alors à la goutte d'eau physiologique, une goutte de sérum frais d'un animal quelconque ; on étend la goutte, en inclinant la lame, en une couche très mince sur la surface de la préparation ; on fixe avant dessiccation, aux vapeurs osmiques, et on laisse sécher. Nos meilleures colorations ont été obtenues par le Giemsa au 1/10. On lave quelques secondes avant la coloration, qui dure une demi-heure ou trois quarts d'heure et on éclaircit à l'essence de girofle.

Il est essentiel, si le sérum dont on fait usage n'est pas très frais, de n'en mettre qu'une quantité faible, et surtout de la répartir uniformément et en couche très mince. Sinon la coloration ultérieure obscurcit tous les détails morphologiques, et les rend complètement indistincts.

Nous exposerons ici les caractères des parasites rencontrés dans nos préparations aux temps divers après le repas infectant.

a) *Trypanosoma Brucei*

L'évolution de ce trypanosome dans la salive de *G. palpalis* a été suivie d'une façon très complète. Elle est représentée dans les planches V et VI. Le stade le plus précoce observé, qui correspond à celui de l'expérience XII (tableau I), offre un intérêt tout particulier pour l'étude des transformations du parasite. Dans une préparation faite *un quart d'heure* au plus, après le repas infectant, on trouve trois types de formes (pl. V, fig. 1-18).

Tout d'abord des *trypanosomes*, qui sont restés inaltérés et typiques (pl. V, fig. 1); certains sont même en voie de division.

Puis des formes arrondies, condensées, de 6 à 9 μ de long, flagelle compris, sur une largeur de 2 à 3 μ . Ces parasites sont caractérisés *par la position inconstante du centrosome*, qui tantôt est situé franchement encore à l'extrémité postérieure du corps (fig. 2), tantôt vient occuper, à la suite de déplacements progressifs vers la partie antérieure du corps, une position *antérieure* (fig. 3 à 7). En même temps la membrane ondulante tend à disparaître complètement.

Enfin, on rencontre des formes plus longues (8 à 17) qui se rapprochent d'une façon constante d'un certain type losangique ou vaguement lancéolé, caractérisé par un angle assez saillant et unilatéral du corps protoplasmique (fig. 13). Ces parasites n'excèdent guère 12 μ de long, y compris le flagelle. Leur région postérieure s'étire en arrière du noyau en un prolongement tronqué brusquement et qui peut atteindre 4 μ de long. Le centrosome occupe ici une position *beaucoup plus nettement antérieure*. Il peut être à 1 μ en avant du noyau (15, 17). La partie libre du flagelle est le plus souvent très courte (1 μ), rigide et épaissie. D'autres fois, mais surtout chez les formes plus courtes, elle peut atteindre près de 5 μ . On peut rencontrer, ici encore, tous les termes de déplacement du centrosome vers la partie antérieure du corps (fig. 9, 10, 11, 12, etc.).

A part quelques phénomènes de remaniement nucléaires sur lesquels nous reviendrons plus loin, on n'observe aucune indication d'un processus sexué quelconque. De nombreux intermédiaires peuvent être trouvés entre les parasites courts et arrondis, et les grandes formes lancéolées. Il s'agit manifestement des transformations successives du trypanosome du sang en un organisme nouveau que nous appellerons la *forme fixée*.

Des phénomènes de division assez nombreux se rencontrent déjà à ce stade (fig. 6, 8, 11, 12, 17). Ils débutent par un dédoublement du flagelle accompagné ou non de celui du centrosome. Sur 50 individus, on en compte 16 en voie de division dans la préparation. On remarque, aussi dans quelques cas, des condensations locales du flagelle dans sa partie cytoplasmique (fig. 16).

Si l'on fait le dénombrement des parasites, d'après les positions relatives par rapport au noyau de leur centrosome, on trouve, sur 50 individus :

Trypanosomes normaux.	6
Formes à centrosome juxtanucléaire postérieur ou latéral . . .	31
Formes à centrosome nettement antérieur	13
	50

On voit donc prédominer nettement les types chez lesquels le centrosome n'a pas encore franchement abandonné la partie postérieure du corps.

Une heure après le début de la fixation des parasites, on ne trouve plus aucune forme à centrosome postérieur au noyau (pl. V, fig. 19-32). Les parasites courts et arrondis du stade précédent sont exceptionnels. Ce sont les formes longues, lancéolées, qui prédominent ; elles acquièrent ici jusqu'à 20 μ de long, en conservant leur forme caractéristique (pl. V, fig. 29, 30) remarquable par l'étirement très marqué de la partie postérieure en une sorte de bec ou de lame très mince. Le corps tout entier des parasites est excessivement aplati, sans épaisseur. Il est rare que la membrane ondulante soit perceptible.

A côté de ces parasites, on en trouve de plus grêles (fig. 19 et 20), de forme très différente, dont le corps protoplasmique mesure 7 à 8 μ seulement sur 1 μ de largeur moyenne, mais qui possèdent un long flagelle atteignant au moins la longueur du corps. Nous pensons qu'il faut les considérer comme de jeunes individus nouvellement formés, et qu'ils correspondent aux parasites que l'on voit souvent, à l'état vivant, traverser, en nageant avec une grande rapidité, le champ du microscope. A première vue, on serait tenté de les considérer comme des éléments mâles allant à la rencontre des éléments femelles ; mais rien n'autorise réellement cette conception : d'ailleurs ils peuvent être aussi en voie de division.

Un tiers des formes fixées présentent des stades de multiplication. Il y a parfois division multiple du flagelle (fig. 31).

Le cytoplasme de ces différents types est souvent porteur de vacuoles, mais il est peu probable que ce soient des détails d'organisation naturels. Cette remarque s'applique, d'ailleurs, à l'ensemble de nos préparations pour les différents virus. Le noyau est constitué par une réunion de corpuscules chromatiques dont le nombre et la disposition ne peuvent être précisés.

Au bout de 48 heures (pl. VI, fig. 33 et 34), on trouve presque uniquement des formes longues de 18 à 20 μ ; l'aspect général n'a pas varié. La membrane ondulante n'est pas facilement visible. Les figures de division sont plus rares, mais on en trouve encore (2 sur 20 dans la préparation).

Les figures 33 à 66, qui correspondent aux parasites observés dans l'expérience XIII, où l'origine de l'infection remonte certainement à plus de 48 heures, montrent une série de formes intéressantes.

Tout d'abord des formes comparables à celles de 1 ou 48 heures (fig. 35 à 37). Puis des formes *géantes*, pouvant atteindre 30 μ de long, d'aspect plus ou moins rubané, à membrane ondulante bien développée (fig. 40, 41, 49, 50). La largeur ne dépasse pas 2 μ . Souvent l'extrémité postérieure enroule ses bords sur eux-mêmes, ou

tout au moins un espace clair occupe la partie médiane, alors que les bords sont épaissis. Le centrosome, dans ces grands éléments d'ordinaire s'écarte nettement du noyau de $1\ \mu$ à $1\ \mu\ 5$.

Enfin, des formes *courtes*, tronquées, de 12 à $14\ \mu$, dont l'extrémité postérieure paraît avoir été rompue en arrière du noyau (fig. 45 à 48). Ces parasites ont également une membrane ondulante bien développée. Ils semblent procéder des formes géantes malgré leur petite taille, par rupture de l'extrémité postérieure et raccourcissement du corps. Il y a manifestement les mêmes rapports entre elles et les formes géantes, qu'entre les formes courtes et les formes longues déjà signalées pour *T. congolense* dans l'infection naturelle (p. 534).

À côté de ces parasites qui ont tous conservé les relations morphologiques essentielles entre le centrosome et le noyau, caractéristiques des formes fixées, on note l'existence de *petits trypanosomes* en très faible nombre, mais nettement reconnaissables (fig. 55 à 58). La membrane ondulante s'est reconstituée d'une façon normale. Le centrosome occupe l'extrémité postérieure, à $1\ \mu$ à peine de celle-ci, qui est arrondie ou terminée en pointe mousse. La portion libre du flagelle ne dépasse guère $2\ \mu$. Ces trypanosomes mesurent de 8 à $12\ \mu$ à peine de longueur, flagelle compris. Ils paraissent anormaux. Cependant leur réapparition à ce stade est un fait important sur lequel il convient d'attirer l'attention.

Enfin on trouve des *formes de transition* vers les *trypanosomes* (fig. 54) et des types intermédiaires condensés, arrondis, qui fournissent aussi tous les passages vers des *formes d'involution* typiques (fig. 62 à 66). Ces dernières marquent incontestablement que l'évolution des parasites dans la trompe touche à son terme.

Les proportions respectives de ces différents individus, dans la préparation, sont, sur un total de 50 :

Formes fixées normales	12
Formes géantes et longues tronquées	10
Formes courtes tronquées.	7
Trypanosomes	4
Formes de transition	7
Formes d'involution	10
	50

Les formes de division sont rares, mais il en existe encore (fig. 38, 39, 53).

b) *Trypanosoma congolense*

Une préparation faite deux heures après le repas infectant, montre un très grand nombre de petites formes, courtes, arrondies, souvent réunies en rosaces épaisses (Pl. VII, fig. 1 à 18). La plupart ont un flagelle libre très net, dont la longueur (6 à

7 μ) peut atteindre facilement celle du corps (10 à 11 μ). La largeur varie beaucoup suivant les aspects très divers de ces organismes. Certains n'atteignent pas 2 μ ; chez d'autres, au contraire, la largeur atteint presque la longueur du corps (4 à 5 μ). Le cytoplasme est fortement vacuolisé, le centrosome le plus souvent juxtanucléaire, *latéral au noyau*, rarement antérieur d'une façon franche. Le flagelle est appliqué étroitement à la surface du corps : il n'y a plus de membrane ondulante. On remarque aussi fréquemment des condensations locales de l'appareil flagellaire, dans sa partie cytoplasmique (fig. 6 et 11 cf.).

Le noyau apparaît nettement, ici encore, comme formé le plus souvent par une agglomération de corpuscules chromatiques disposés sans ordre et sans nombre appréciables. On ne distingue point de karyosome central. Quant au centrosome, en dehors des rapports remarquables qu'il présente souvent avec le noyau, et sur lesquels nous reviendrons plus loin, ses dimensions et son aspect extérieur varient beaucoup. Toujours très apparent, il mesure 0 μ 3 à 1 μ de diamètre. Dans ce dernier cas (fig. 2, 4, 12, 16), il offre l'aspect d'un corpuscule sphérique d'une coloration très pâle, alors que d'ordinaire sa teinte est aussi accusée que celle du noyau.

L'un des traits les plus frappants des parasites à ce stade, est le grand nombre de formes de division. Un tiers, au moins, des individus présentent des divisions du centrosome et du flagelle qui sont le prélude du phénomène. Parfois on observe des divisions multiples du flagelle dans le même individu (fig. 7). Très souvent les individus divers, issus de la multiplication d'une seule forme, ne se séparent pas et restent plus ou moins intimement accolés en amas compacts.

Il semble, à l'examen de ces formes diverses, que les parasites sont en souffrance, qu'ils subissent une crise de multiplication intense, d'où résultent des processus atypiques. On ne voit pas apparaître, à ce stade, de forme fixée bien caractérisée dans son aspect extérieur comme chez *T. Brucei*.

Dans une préparation faite 48 heures après le début du phénomène, les formes sont plus nettement caractérisées, mais c'est surtout après 3 jours 1/2, que l'étude des parasites offre un intérêt spécial. A ce stade les organismes ont évolué nettement dans une double direction : 1^o la régularisation de la forme fixée encore incertaine des débuts, qui tend vers un type allongé très constant ; 2^o la réapparition de *trypanosomes* typiques aux dépens de certains de ces individus fixés.

La forme fixée normale de *T. congolense*, après 3 jours 1/2 de séjour dans la trompe, rappelle sensiblement celle de *T. Brucei*. Elle est également laminée, étirée dans sa partie postérieure en un prolongement qui peut être séparé nettement du reste du corps par un étranglement brusque (pl. VII, fig. 22, 24, 25, 26). Il existe également un angle plus ou moins marqué sur un des côtés du corps protoplasmique dans la région antérieure. Le centrosome est nettement antérieur, tantôt à proximité immédiate du noyau, tantôt à 1 μ de celui-ci. La membrane ondulante reparait dans la plupart des cas, et le flagelle libre, qui est épaissi et d'apparence rigide, figure beaucoup plus nettement que dans le stade du début, une sorte de tige qui supporte le corps et qui peut atteindre 4 à 5 μ de longueur. Les dimensions moyennes de ces formes fixées sont de 12 à 15 μ de long, dont 8 ou 10 pour le corps protoplasmique seul, et 2,5 à 3 μ de largeur maxima. Le prolongement postérieur du corps mesure jusqu'à 5 μ de

long sur $1\ \mu$ de largeur. Son extrémité libre est doucement arrondie. Jamais on ne trouve de formes tronquées.

A côté de ces individus qui sont très caractérisés par l'étirement de la région postérieure, on rencontre, mais en petit nombre, des formes plus courtes dont le corps conserve d'une façon plus constante une même largeur dans toute son étendue; l'extrémité postérieure ne s'étire pas en longueur et le corps se termine d'une façon plus ou moins brusque en arrière du noyau (fig. 19, 20, 21, 23). Ces parasites courts, dont la longueur avec flagelle, est comprise entre 8 et $10\ \mu$, prédominent au bout de 48 heures, alors qu'ici ils sont relativement rares. Leur largeur est la même que celle des formes précédentes. Le noyau qui, ici encore, comme dans toutes nos préparations, présente rarement une structure définie, est plus rapproché de l'extrémité postérieure que chez les grandes formes où il est situé sensiblement à la partie moyenne du corps. La membrane ondulante est également peu accusée dans cette catégorie de parasites.

Les *trypanosomes* sont ici beaucoup plus voisins du type normal du sang que chez *T. Brucei*. Les figures 29 à 32 montrent, en effet, des formes courtes de *T. congolense* typiques. Le centrosome a repris sa position caractéristique à l'extrémité postérieure arrondie du corps, et la membrane ondulante est fortement développée. L'absence de flagelle libre dans la plupart d'entre eux, certifie d'une manière incontestable l'authenticité du parasite. Les trypanosomes normaux mesurent de 7 à $11\ \mu$ de long sur $1\ \mu\ 5$ de large. Ce sont manifestement les dimensions des parasites du sang.

Des *formes de transition*, très remarquables, existent entre les parasites à centrosome antérieur et les trypanosomes normaux ou à flagelle libre. Les figures 27 et 28 montrent le passage du centrosome et du flagelle vers la partie postérieure du corps et la reconstitution de la forme trypanosome, d'une manière évidente.

Les proportions relatives de ces différents types sont, sur 50 individus :

Formes fixées longues	22	.
Formes courtes	19	
Trypanosomes	5	
Formes de transition	4	
	50	

Les formes de division sont devenues exceptionnelles. On en rencontre encore quelques-unes (fig. 20 et 21), mais uniquement chez les formes courtes.

Une préparation de la mouche infectée de l'expérience VI (4^e jour après le repas infectant) montre *exclusivement des formes trypanosomes*, ainsi qu'on pouvait déjà s'en rendre compte par l'examen des parasites à l'état vivant. Il n'existe plus aucune des formes fixées des stades antérieurs, à centrosome antérieur au noyau. Mais uniquement des *trypanosomes* qui d'ailleurs n'ont pas repris leur liberté normale, car ils sont demeurés fixés par la partie antérieure comme les autres parasites.

Ces trypanosomes, malgré leur fixation, sont *dépourvus de flagelle libre* pour la plupart, et se distinguent nettement des trypanosomes du stade précédent par leurs dimensions anormales. Ils peuvent atteindre jusqu'à $22\ \mu$ de longueur sur une largeur de $1\ \mu\ 5$ environ (fig. 33, *a, b, c, d*). Ces longs parasites sont excessivement aplatis, laniés. Leur centrosome fortement apparent est distant de $1\ \mu\ 5$ à $2\ \mu$ de l'extrémité

postérieure, qui tantôt se termine en pointe mousse, tantôt est brusquement arrondie. Fait à noter, on ne trouve chez aucun d'entre eux de stades de division.

A cet état, les parasites rappellent identiquement les formes longues de la culture intestinale, vers la fin du troisième jour, et surtout les trypanosomes que nous avons décrits dans l'infection naturelle (p. 530). Une comparaison entre ces formes et celles qui sont figurées à la planche IV (fig. 34) est tout à fait suggestive. Leur présence est donc intéressante à des titres divers. Elle montre, en effet, que la réapparition définitive et totale de la forme trypanosome, indépendante mécaniquement de la fixation, marque l'aboutissement normal de l'évolution des parasites dans la trompe des Glossines. D'autre part, que les phénomènes qui se passent dans les conditions du laboratoire, tout en étant sans doute différents dans le détail de ceux qui peuvent se produire dans la nature, offrent cependant des rapports avec eux. Il convient, en effet, de faire remarquer tout de suite, combien pour *T. congolense* les formes fixées de l'infection naturelle de la trompe, diffèrent par leur gracilité et leur allongement, de celles que revêt le parasite dans nos cas d'infections artificielles du même organe. Ces différences morphologiques constituent, en grande partie, la raison pour laquelle on peut penser à une origine intestinale, des parasites qui foisonnent dans la trompe dans les cas d'infection totale. Il est possible en effet, ici, que les formes trypanosomes qu'on peut rencontrer dans cet organe (planche IV, fig. 30-32) soient issues de l'intestin totalement en vahi par une multiplication intensive, et que ces longs parasites, déjà modifiés par la culture intestinale, prennent dès lors, en se fixant, une forme assez différente de celle que revêtent les trypanosomes du sang lorsqu'ils évoluent sur place dans la salive des Glossines. Toutefois, cela n'est pas absolument certain et l'on peut concevoir aussi que ces trypanosomes, analogues aux formes de l'intestin, qui sont disséminés au milieu des parasites fixés de la trompe dans l'infection naturelle, procèdent de l'évolution ultérieure de ces formes fixées, comme nous venons de le signaler dans un cas d'infection exclusive de la trompe au laboratoire.

c) — Trypanosoma Cazalboui

Une seule préparation a pu être faite : c'est celle qui correspond à une durée de séjour des parasites dans la trompe de près de 3 jours (Exp. III, tableau IV, p. 559).

La différenciation des formes qu'on observe à ce stade, est extrêmement marquée. On trouve en effet trois types très accusés de flagellés (Pl. VIII, fig. 1 à 12).

1° Des formes fixées courtes, offrant un minimum de 9 μ de long, tantôt tronquées brusquement à l'extrémité postérieure non amincie du corps, tantôt au contraire terminées en pointe fine à cette extrémité (fig. 1 et 7).

2° Des formes géantes, pouvant dépasser 50 μ de long, dont la région postérieure

s'étire en une sorte de filament rigide qui atteint parfois, à lui seul, $30\ \mu$ de long (fig. 2 à 6).

Ces formes curieuses ont une membrane ondulante assez développée, mais un centrosome toujours nettement antérieur au noyau comme les précédentes, auxquelles elles sont reliées par des formes intermédiaires (fig. 8, 9, 10).

3° Des *Trypanosomes*, rappelant d'une façon typique *T. Cazalboui*, dans le sang circulant (fig. 11 et 12). Leur longueur est d'environ $13\ \mu$. Le centrosome est distant de $0\ \mu$ 8 de l'extrémité postérieure, qui est légèrement pointue. Parfois on observe des stades de division (fig. 12).

A l'état frais, dans la trompe, ces trypanosomes paraissent très abondants, et parfaitement mobiles dans le liquide salivaire. Ils n'étaient pas fixés. Nous n'avons pas pu retrouver d'intermédiaires directs entre les formes fixées et les trypanosomes. Mais il n'est pas douteux qu'ils existent.

On voit, ainsi, que ce virus présente une différenciation spécifique très marquée, par rapport aux précédents. A l'état frais les trypanosomes n'étaient pas fixés, mais ils se déplaçaient activement dans le liquide salivaire. Les formes géantes étaient animées de mouvements très lents de flexion latérale. Une rosace épaisse de ces parasites obstruait presque complètement la lumière de la trompe.

d) — *Trypanosoma gambiense*

La succession des formes aux différents temps de l'évolution dans la trompe, diffère légèrement, pour le virus humain, de celle qui est commune aux virus précédents (Pl. VIII, fig. 13 à 40).

Une préparation faite *une* heure après la fixation, montre des formes fixées à centrosome antérieur, très voisines des formes âgées de *T. congolense* à extrémité postérieure étirée (Pl. VIII, fig. 14, 16, 17, 18). On trouve aussi des formes condensées, arrondies, comparables à celles des débuts de l'évolution chez ce virus et chez *T. Brucei* (fig. 13, 14, 15). A ce stade, les formes de division sont assez nombreuses, quoique plus rares que chez *T. Brucei*.

Après 48 heures, on trouve à côté de formes plus courtes, des formes vaguement lancéolées qui rappellent beaucoup celles de *T. Brucei* (fig. 25, 29, 30, 31). Elles présentent également un angle brusque unilatéral, et une extrémité postérieure effilée, le plus souvent tronquée. Leur longueur, flagelle compris, est de 18 à $22\ \mu$, sur 2 de largeur maxima. La membrane ondulante est très peu apparente, le plus souvent nulle, et la partie libre du flagelle varie de 1 à $5\ \mu$; elle est également épaissie et rigide. Les autres parasites dont la longueur totale varie de 10 à $15\ \mu$, peuvent atteindre une largeur de

3 à 3 μ 5. L'extrémité postérieure est le plus souvent carrément tronquée au lieu de s'étirer en longueur (fig. 21, 26, 28, 32).

Les figures de division ne sont pas rares, toujours chez ces formes courtes. Il peut y avoir, à la suite de divisions atypiques, réapparition de formes à centrosome postérieur au noyau (fig. 19). Somme toute, à ce stade, les parasites ne diffèrent pas d'une façon sensible des formes correspondantes de *T. Brucei*. Ils se reconnaissent plus aisément des stades fixés de *T. congolense*, par les dimensions plus faibles du centrosome (0 μ 5) et l'épaisseur moindre également du flagelle.

Une préparation faite le cinquième jour de l'infection, montre exclusivement des formes fixées de petites dimensions (10 à 12 μ de longueur totale) à flagelle tantôt très court, tantôt de 4 à 5 μ de long (Pl. VIII, fig. 33 à 40). Le centrosome est toujours nettement antérieur. *On ne voit nullement apparaître ici les formes trypanosomes*. Il faut noter, de plus, qu'aucun processus de division ne peut être rencontré : la durée de l'évolution dans la trompe touche manifestement à son terme, mais elle se caractérise ici d'une façon tout à fait inverse de celle des autres virus, non plus par l'allongement démesuré des formes, ou la réapparition des trypanosomes normaux, mais au contraire *par une réduction très sensible de la taille des parasites, qui conservent tous le centrosome antérieur au noyau*.

Différentes formes du cycle évolutif dans la salive ; son caractère autogamique

Les transformations morphologiques importantes que subissent les parasites dans la trompe des mouches, confirment et complètent les premiers résultats que nous avait fournis leur examen à l'état vivant. Nous voyons en effet, d'une façon absolument générale, les trypanosomes prendre une forme particulière, que nous appelons la *forme fixée*, véritable organisme nouveau qui diffère radicalement du trypanosome par la forme et l'aplatissement du corps, la position du centrosome en avant du noyau, et la réduction de la membrane ondulante. La partie libre du flagelle se développe chez les trypanosomes qui en sont normalement dépourvus dans le sang (*T. congolense*). Chez tous, elle se modifie en une sorte de tigelle rigide qui supporte le poids du corps. Sa longueur est, manifestement, en rapport inverse avec celle de l'organisme.

Ces transformations sont bien l'indice d'une évolution spéciale des trypanosomes du sang ; il ne peut être question d'une infection naturelle des mouches par des flagellés banaux, suivant la thèse émise par Novy et soutenue tout récemment par PATTON et STRICKLAND.

La forme fixée des trypanosomes pathogènes, sur la signification biologique de laquelle nous reviendrons prochainement, apparaît d'une manière presque instantanée : ce n'est que chez *T. Brucei*, dans une préparation faite quelques minutes après la fin de la succion du sang par la mouche, que nous avons pu suivre, mais d'une façon très nette, les principales phases de sa formation (pl. V, fig. 2 à 7). L'évolution ultérieure du parasite se présente alors, suivant les virus, sous trois modalités différentes.

Dans l'un (*T. gambiense*) il y a multiplication active, et les produits ultimes ainsi formés, dans la salive, conservent leur forme, mais diminuent de taille. La forme fixée représente donc ici une simple *forme d'attente*.

Dans l'autre cas, au contraire (*T. Brucei*, *Cazalboui*), certains des individus issus de la multiplication initiale, tendent à s'allonger d'une façon démesurée, en gardant toujours les caractères du parasite fixé, tandis que d'autres reprennent la forme trypanosome plus ou moins modifiée. Ces trypanosomes sont issus des formes fixées courtes, qui *seules sont trouvées en voie de division*. Les parasites très allongés, paraissent incapables de multiplication et de transformations nouvelles : ce sont simplement des formes végétatives qui terminent leur cycle évolutif chez la mouche, et dont l'adaptation au milieu salivaire est désormais définitive.

Dans un troisième cas, enfin (*T. congolense*), toutes les formes fixées tendent à reformer des trypanosomes.

La réapparition des trypanosomes normaux aux dépens de certaines des formes fixées, au bout de quelques jours, est un phénomène presque général, qui marque aussi la fin prochaine de l'évolution des parasites dans la salive. Nous l'avons observée très nettement, comme on l'a vu, chez trois de nos virus. Il n'est pas absolument certain qu'il n'en soit pas de même pour le *T. gambiense*. On peut donc concevoir que *les phénomènes qui se passent dans le milieu salivaire, sont l'expression d'un cycle évolutif complet*, d'une durée à vrai dire très courte, mais dont nous chercherons à montrer plus loin, les intéressants rapports et la valeur phylogénique. Disons tout de suite que ces phénomènes sont entièrement comparables, au point de vue de la succession des formes, à ceux que BRUMPT (1906) a constatés pour le *Tr. granulosum* de l'anguille, lorsqu'il évolue chez l'*Hemiclepsis*. Les premiers temps du phénomène sont marqués par la transformation, dans les deux cas, du trypanosome, en forme à centrosome antérieur au noyau. Ultérieurement, réapparaissent des trypanosomes normaux ; seulement, chez les sangsues, la première phase se passe dans l'intestin, la seconde dans la gaine de la trompe, tandis que chez les glossines tout se passe exclusivement dans la cavité de la trompe.

De même que la transformation du trypanosome mobile du sang en un organisme fixé est presque immédiate, de même, le processus inverse, d'où résulte la réapparition du trypanosome aux dépens de ce dernier, doit être également très rapide, car les termes de passage entre les deux types sont excessivement difficiles à découvrir. Ainsi se révèle la plasticité remarquable de ces flagellés.

Ces changements de forme ne sauraient être expliqués par des influences mécaniques, telles que la traction déterminée par la fixation, ou par d'autres causes de même nature, liées à des changements dans les qualités physiques du liquide salivaire. En effet, les trypanosomes, bien qu'ils soient fréquemment libres de leur point d'attache et

mobiles dans la salive, peuvent aussi, comme nous l'avons signalé pour *T. congolense*, rester fixés aux parois de la trompe à la manière des autres formes. Le fait est également vrai pour les trypanosomes qui évoluent chez les Hirudinées. Nous avons pu voir, sur une préparation que nous a très aimablement montrée M. le Dr BRUMPT, des *Tr. inopinatum* fixés à l'état vivant par le flagelle aux parois de la gaine de la trompe, chez une Helobdelle. Dans ces cas, par conséquent, les causes apparentes de la transformation nous échappent : pour ne préjuger de rien, nous dirons que le phénomène relève de causes internes, dans lesquelles les influences héréditaires tiennent sans doute la plus grande place.

L'un des caractères les plus inattendus de ce processus d'évolution est l'absence complète, à un stade quelconque, d'un processus apparent de copulation, ou de conjugaison. A aucun moment, on ne peut discerner avec certitude de différenciation de gamètes. Les petites formes à long flagelle (pl. V, fig. 19 et 20) qu'on rencontre dès les premiers temps du phénomène et qui se déplacent avec une grande agilité sous le microscope, représentent certainement des individus jeunes, issus par division inégale des grandes formes, et non des éléments mâles. Nous ne pouvons considérer davantage comme représentant des stades de conjugaison, les figures 18 de la planche V et 6, 7, de la planche VII. Ce sont des cas isolés de rapprochement accidentel ou des phénomènes de division atypiques.

Nous n'avons jamais rencontré de processus comparables à ceux que PROWAZEK a décrits en 1904 sous le terme d'*Ethéogénèse*, chez l'*Herpetomonas muscae domesticæ*, ni aux cas d'*autosynthèse* nucléaire signalés par le même auteur chez *T. Lewisi* (1905). Cependant il existe, surtout aux premiers temps de la fixation, des remaniements nucléaires et des rapports intéressants entre le centrosome et le noyau, sur lesquels il convient d'attirer nettement l'attention.

La planche V représente, pour *Tr. Brucei*, plusieurs formes du début de la fixation (fig. 8, 11, 16) chez lesquelles le centrosome n'est pas nettement distinct à l'extrémité du flagelle. On note simplement un épaississement léger de la racine flagellaire dont la coloration est la même que celle du flagelle dans toute son étendue.

Les figures 11, 12, 13 montrent, tantôt la racine du flagelle en relations directes avec le noyau, sans indication de blépharoplaste, tantôt une branche dédoublée de la racine flagellaire au contact direct du noyau, tandis que l'autre est en rapport avec le centrosome, ou des restes de l'ancien flagelle postérieurs au noyau. Il semble donc, à l'examen de ces figures, que dans certains cas le centrosome et les parties antérieures du flagelle puissent disparaître au sein du cytoplasme, se dissoudre ou passer à l'état chromidial (cf. fig. 16), tandis que le nouveau centrosome est régénéré directement aux dépens du noyau, au point où le flagelle arrive à son contact. La figure 13 montre très nettement la formation d'un centrosome aux dépens du noyau, par mitose hétéroplaire.

Dans les figures 19 à 32 qui représentent les parasites à un stade également précoce (moins d'une heure après la fixation), on voit le noyau presque constamment formé de corpuscules chromatiques irréguliers et nombreux, beaucoup plus nettement individualisés que dans les autres préparations. Le centrosome, qui toujours est très appa-

rent, semble dans les cas où il est juxtaposé au noyau, provenir directement de la masse de celui-ci ; il ne se distingue que par sa situation, en saillie, à la périphérie de l'ensemble des autres granules chromatiques.

On retrouve des phénomènes analogues, toujours avec le même virus, à un stade beaucoup plus tardif tel que celui auquel se rapporte la planche VI. La figure 38 montre des relations directes entre les racines du flagelle et la masse nucléaire. Les figures 36 et 54 représentent des formes en dégénérescence manifeste. Dans l'une (54) le noyau est très pâle, presque effacé, mais il présente dans sa partie antérieure des restes de corpuscules chromatiques immédiatement en regard du centrosome. Dans la figure 36, noyau et centrosome sont confondus en une petite masse chromatique unique, sans détails de structure, et fortement colorée, dont les dimensions atteignent à peine la moitié d'un noyau normal, à tel point qu'on ne sait si l'on a affaire à un fragment de noyau ou à un volumineux centrosome. Dans tous les cas, ici, les deux éléments se trouvent confondus en un seul ¹.

Des détails morphologiques de même nature, plus nets encore en raison des dimensions supérieures des parasites, s'observent chez *Tr. congolense*, également au début de l'évolution dans la trompe. L'examen des figures 1-16, planche VII, suffit pour se rendre compte de l'origine nucléaire possible du centrosome. Les figures 1, 9, 16, sont surtout démonstratives à cet égard.

On voit très nettement en 1, un des corpuscules chromatiques, dont la réunion constitue le noyau, attiré dans la direction du flagelle. Dans la figure 16, le centrosome, gonflé et dilaté d'une manière anormale, apparaît comme une sphère d'une coloration plus pâle, mais qui entre assez intimement dans la constitution même du noyau.

Il est manifeste que des rapports très particuliers s'établissent entre les deux éléments chromatiques de l'organisme ; dans beaucoup de cas, le centrosome paraît se reconstituer aux dépens de la masse nucléaire ou bien subir un phénomène inverse de fusion avec le noyau. Il nous semble qu'il n'est pas exagéré de voir, dans de tels processus, l'indication d'un de ces phénomènes d'autogamie connus maintenant chez un certain nombre de protistes et de végétaux inférieurs, et auxquels HARTMANN (1909-c) a consacré une revue récente. On peut penser que les changements importants qui surviennent dans la forme extérieure des parasites, au moment de la fixation, sont sous la dépendance de phénomènes internes de remaniement nucléaire, qui ont la valeur d'une fécondation.

La formation du centrosome aux dépens du noyau a été décrite par SCHAUDINN (1904) pour *T. noctuæ* chez le moustique ; par PROWAZEK (1905) pour *T. Lewisi* chez l'*Hæmatopinus* ; mais dans les deux cas le phénomène serait précédé d'un véritable processus de fécondation, et c'est du noyau de l'ookinète que procèderait le nouveau centrosome. Un processus autogamique plus entièrement comparable à celui que nous décrivons, se passerait directement dans le sang d'après S. MOORE et BREINL (1907). Ces auteurs, dans des études récentes, se sont attachés à montrer que les trypanosomes présentaient dans le sang du mammifère un cycle évolutif complet, dont l'une des

¹ 4. Des formes analogues ont été signalées dans les cultures vieilles de *Leishmania* par HARTMANN et PROWAZEK.

phases, à caractère sexuel, consisterait précisément dans la fusion du centrosome avec le karyosome central du noyau. Cette phase, qui correspondrait à la formation de corps de résistance arrondis, dépourvus de flagelle ou *corps latents*, serait suivie par une régénération des parasites normaux aux dépens de ces derniers ; le nouveau centrosome proviendrait alors, d'une partie de la masse du karyosome central expulsée du noyau. Les auteurs s'appuient sur la démonstration de l'existence d'un tel cycle dans le sang, pour en inférer que les glossines ne doivent agir vis-à-vis des trypanosomes que comme de simples vecteurs mécaniques. Les faits que nous avons exposés prouvent qu'il n'en est pas ainsi, et que nous pouvons opposer au cycle décrit par les savants anglais, dans le sang des mammifères, un autre cycle ayant au moins la même valeur, mais dont le siège exclusif réside dans la trompe des glossines. Le stade des corps latents se trouve avoir son équivalent exact dans celui des formes fixées, et nous sommes porté à croire que les modifications de forme subies par l'organisme fixé, sont bien l'expression, à l'extérieur, des phénomènes physiologiques importants qui se passent en lui à ce stade.

Spécificité de l'évolution dans la trompe. — Alors que les phénomènes simples de culture qui se passent dans l'intestin, peuvent se reproduire, également, avec une intensité plus ou moins grande, chez différents insectes piqueurs, l'évolution des trypanosomes dans la trompe n'a pu être constatée que chez les glossines.

Au cours de nos recherches, nous avons examiné *plus de cent* moustiques, appartenant aux genres *Stegomyia*, *Culex*, *Myzomyia*, *Mansonia*, qui s'étaient nourris à des intervalles variables sur des animaux infectés de *T. gambiense*, et de *T. Brucei*. Chez aucun d'entre eux, nous n'avons rencontré l'indication du phénomène. La dissection des pièces buccales chez 23 *Tabanus fasciatus* et *gabonensis*, gorgés sur des animaux porteurs de *T. Brucei* et de *T. congolense*, est restée également négative.

Enfin, 63 *Stomoxys calcitrans* L. et *St. glauca* Grunb. nourris de sang frais riche en *T. congolense*, n'ont présenté aucun cas d'infection de la trompe, de 1 heure à 24 heures après le repas infectant.

En raison des affinités zoologiques étroites qui unissent les Glossines aux Stomoxes, ce dernier résultat négatif est particulièrement digne d'intérêt. Bien que ces recherches, qui sont longues et délicates, n'aient pu être étendues à un plus grand nombre d'insectes piqueurs, il nous met en demeure cependant d'affirmer que *l'évolution des trypanosomes dans la salive des glossines est un phénomène spécifique, absolument propre à ces mouches.*

Cette notion concorde avec ce qu'on connaît du rôle particulier joué par ces insectes dans la transmission des trypanosomiasés. Et nous sommes ainsi amené, en considérant aussi le caractère très spécial des transformations subies par les parasites, à penser que cette forme particulière de développement est la seule qui explique le pouvoir spécial de transmission des glossines, et qui justifie pleinement, somme toute, cette phrase prophétiquement formulée par Bruce en 1904. « En toute probabilité quelque développement a lieu, mais je n'ai pas d'hésitation en avançant qu'on trouvera un développement tout à fait différent de la métamorphose que l'on a supposée et qui existe dans le cas du parasite malarique et du moustique ».

Types d'évolution divers des Trypanosomes chez les Glossines

Si l'on reprend, en résumé, l'ensemble des phénomènes d'évolution que nous avons décrits pour les trypanosomes pathogènes, chez la *Glossina palpalis*, on voit qu'ils sont au nombre de *trois*.

Tout d'abord, une *culture* banale dans l'intestin, définie par MINCHIN comme le début d'un cycle évolutif pour *T. gambiense*, et que nous avons retrouvée, avec des variations spécifiques assez marquées, chez la plupart de nos virus. Ces variations sont comparables, jusqu'à un certain point, à celles que BRUMPT (1906) a signalées chez plusieurs Hirudinées (*Calobdella punctata*, *Hirudo troctina*, *Piscicola geometra*), qui sont susceptibles, à des degrés divers, de subvenir à des débuts de développement pour les trypanosomes de poissons. Cette culture est caractérisée par le fait qu'elle ne se produit que dans l'intestin moyen, au contact des résidus liquides de la digestion du sang et disparaît très rapidement lorsque ce milieu est épuisé.

En second lieu, un phénomène d'évolution, très différent du précédent, et qui a son siège tantôt dans l'intestin seul, tantôt à la fois dans l'intestin et dans la trompe. Les parasites ne sont plus étroitement localisés au sein des liquides résiduels de la digestion : ils peuvent subsister, en dehors de toute trace de sang, dans les sécrétions intestinales ou salivaires. L'infection paraît ici plus *durable* que dans le cas précédent ; elle est aussi infiniment plus intense. On constate qu'elle peut envahir progressivement toute l'étendue de l'intestin moyen et de l'intestin antérieur, s'étendre même jusqu'à la trompe, où les parasites se fixent et prennent une forme particulière. Un processus évolutif semblable, capable de se poursuivre même chez les mouches à jeun, n'a pas encore été réalisé expérimentalement dans tous ses détails : par contre, dans la nature, nous n'avons guère rencontré que des infections de ce type.

Enfin, une évolution *sur place* dans la salive, d'un mode tout à fait spécial, qui ne se produit que chez un très petit nombre de mouches, et dont les détails ont été suivis dans leur ensemble au laboratoire. Les phénomènes se passent, ici, exclusivement dans la trompe, et les formes de l'intestin n'y prennent aucune part : il y a transformation des parasites en une forme d'attente fixée particulière et l'on peut même déceler, dans la plupart des cas, l'existence d'un véritable *cycle*, court mais très net, caractérisé par la réapparition des trypanosomes initiaux dans la salive, aux dépens des formes fixées. Nous discuterons plus loin lequel de ces différents processus présente le plus d'intérêt, pour la transmission des hématozoaires à l'hôte vertébré.

Relations des trypanosomes pathogènes des mammifères avec les *Leptomonas* intestinaux des insectes

Interprétation phylogénétique de l'évolution constatée dans la trompe

Les formes de culture, *in vitro*, des trypanosomes non pathogènes, ainsi que l'ont établi les recherches de MAC NEAL, NOVY, LAVERAN et MESNIL (1904), de LEWIS et WILLIAMS (1905), SMEDELEY (1905), BOUET (1906), etc., sont caractérisées par la position du centrosome en avant du noyau, et la réduction ou l'absence complète de la membrane ondulante. C'est une forme analogue que revêtent, dans le tube digestif des Hirudinées, les trypanosomes de poissons ou de batraciens (LÉGER, BILLET, BRUMPT, ROBERTSON, etc.). Cette forme particulière, qui n'apparaît pas dans les cultures artificielles des trypanosomes pathogènes de mammifères (MAC NEAL et NOVY, 1904, BRUCE, HAMERTON et BATEMAN, 1909), cultures d'ailleurs toujours précaires et difficiles à obtenir, se réalise au contraire d'une manière immédiate, comme nous l'avons vu, dans la trompe de la *palpalis*. On peut donc dire que cette transformation singulière est un phénomène très général pour les trypanosomes des vertébrés divers, et qui est sous la dépendance de certaines conditions de milieu auxquelles sont soumis ces hématozoaires.

A cet état, les ressemblances de ces organismes avec certains flagellés du groupe des Cercomonadines qui parasitent l'intestin d'invertébrés divers, en particulier des insectes, sont extrêmement frappantes. Et la constatation de ces affinités a été l'origine principale de théories intéressantes qui, récemment, se sont fait jour, pour exprimer les relations phylogéniques ou ontogéniques de ces flagellés.

Avant d'exposer ces théories et d'en discuter la valeur, il convient de préciser la morphologie et l'évolution des différents types de flagellés intestinaux, qu'on peut rencontrer, notamment chez les insectes, et qui sont susceptibles de manifester mor-

phologiquement des rapports immédiats avec les trypanosomes du sang. Il règne encore, en effet, dans la nomenclature, sur la distinction des différents genres qui nous intéressent, une certaine obscurité.

Limite morphologique des genres *Herpetomonas* *Leptomonas*, *Crithidia*

Les affinités existant entre les Trypanosomes et les Cercomonadines aciculées du genre *Herpetomonas*, ainsi que l'ont fait ressortir LAVERAN et MESNIL, dans leur *Traité* classique, ont été exprimées d'une manière plus ou moins directe dans la plupart des classifications. Le terme générique d'*Herpetomonas* a été créé en 1881 par SAVILLE KENT, dans son *Manual of Infusoria*, pour un parasite fréquent dans l'intestin des mouches domestiques et décrit en 1851 par BURNETT, sous le nom de *Bodo muscæ domesticæ* (*Cercomonas muscarum* de LEIDY). Ce flagellé présente une forme aciculée, légèrement pointue à l'extrémité postérieure ; il est pourvu d'un flagelle antérieur, sans membrane ondulante. Provisoirement, KENT plaçait également dans ce genre, le parasite du sang des rats *Tr. Lewisi*. A côté du genre *Herpetomonas*, l'auteur établit, dans le même ouvrage, le nouveau genre *Leptomonas*, pour un parasite du même type mais à corps légèrement plus renflé, fusiforme, découvert par O. BÜTSCHLI dans l'intestin d'un nématode Rhabditide, le *Trilobus pellucidus* Bast., et qui avait été mentionné et figuré sommairement par ce dernier auteur, en 1878. Ces deux genres sont réunis dans la famille des *Monadidæ* et séparés des *Trypanosoma*.

En 1884, BÜTSCHLI se basant sur la ressemblance extérieure de l'*Herpetomonas muscæ domesticæ* et de son *Leptomonas*, met ces deux genres en synonymie et ne conserve plus que le seul genre *Herpetomonas*, qui renferme à côté de ces deux parasites, le *T. Lewisi* du sang des rats. Il réunit *Trypanosoma* et *Herpetomonas* dans le sous-ordre des *Monadina* Butsch., mais les place dans deux familles différentes, *Trypanosoma* dans les *Rhizomastigina*, *Herpetomonas* dans les *Cercomonadina* de S. KENT.

Avec SENN, en 1900, on voit réapparaître le genre *Leptomonas* pour caractériser, à la fois, le parasite de la mouche domestique et celui du *Trilobus* ; l'auteur réserve, en effet, le terme générique d'*Herpetomonas* au parasite du sang des rats, en détournant ce genre de son sens primitif. *Trypanosoma*, *Leptomonas*, *Herpetomonas*, sont réunis

dans son système en une même famille, celle des *Oicomonadaceæ*, qui correspond à celle des *Monadidæ* et *Cercomonadidæ* de S. KENT.

A la suite des recherches de LAVERAN et MESNIL (1901), il est établi que le parasite du sang des rats représente un véritable trypanosome, et dès lors, il devient nécessaire de différencier génériquement les flagellés du type de *T. Lewisi*, de ceux du type de l'*Herpetomonas muscæ domesticæ*.

Aussi, en 1901, DOFLEIN, restitue-t-il au terme *Herpetomonas* son sens primitif, dont SENN l'avait écarté. Il place ce genre dans la famille des *Cercomonadinæ*, alliée à celles des *Trypanosomidæ* et des *Bodonidæ*, dans l'ordre des *Protomonadina*.

Dans cette classification, comme dans les systèmes ultérieurs de LÉGER (1902) et de SENN (1902) le genre *Leptomonas* disparaît au profit du terme *Herpetomonas*, qui se trouve dès lors le seul caractérisé, pour désigner les Cercomonadines aciculées sans membrane ondulante ou à membrane ondulante rudimentaire, décrite chez différents types d'invertébrés, et dont les rapports avec les trypanosomes sont admis par tous.

En 1902, LÉGER fait connaître sous le terme de *Crithidia*, un nouveau genre de Cercomonadines de l'intestin des insectes ; ce genre diffère du précédent par sa forme courte en « grain d'orge », et la présence d'une légère membrane ondulante. Dans ses publications suivantes (1903, 1904 b), il en décrit plusieurs espèces, en même temps que différentes formes d'*Herpetomonas* (*H. jaculum*, *H. subulata*), pourvus ou non d'un rudiment de membrane ondulante ; il reconnaît aussi que plusieurs des *Crithidia* décrites par lui, ne sont que des stades jeunes de véritables *Herpetomonas*. La validité du genre *Crithidia* devient donc douteuse et l'auteur ne la maintient plus que d'une façon tout à fait provisoire. En fait, NOVY, en 1907, obtient par la culture *in vitro* de certaines *Crithidia* de moustiques, des formes allongées, très voisines des *Herpetomonas* et PATTON, la même année, reconnaît que des *Crithidia* typiques et des *Herpetomonas*, font partie du cycle évolutif d'un même parasite de *Culex pipiens*.

Les limites des deux genres deviennent dès lors tout à fait incertaines.

Par contre, des doutes n'ont pas tardé à s'établir, sur l'unité du genre *Herpetomonas* au sens strict. Déjà, en 1903, LÉGER mentionne, chez l'*Herpetomonas muscæ domesticæ* l'existence de certaines particularités de structure que ne présentent pas les autres *Herpetomonas* décrits par lui. Le flagelle montre souvent une double racine, et, chez certains individus, on voit cette racine se prolonger dans le cytoplasme jusqu'au voisinage du noyau où elle se termine par un petit grain coloré. En 1904, PROWAZEK précise ces détails. Il signale et figure la présence normale, chez cet *Herpetomonas*, de deux flagelles accolés à l'extrémité antérieure, et d'un filament très fin, qui, partant du bépharoplaste, s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, au niveau d'un petit microsome.

LAVERAN et MESNIL (1904), dès cette époque, en comparant les figures de PROWAZEK et celle de LÉGER pour *H. jaculum*, ont eu nettement l'impression que deux types différents étaient réunis dans le même genre. LINGARD et JENNINGS, en 1906, dans l'Inde, retrouvent des détails cytologiques identiques chez des *Herpetomonas* de la mouche domestique. Aussi LÜHE (1906), NOVY, MAC NEAL et TORREY (1907) laissent-ils entrevoir la nécessité d'une coupure générique, si ces faits se trouvaient confirmés.

Enfin récemment (1908), CHATTON, en collaboration avec ALILAIRE, a proposé de

restreindre le genre *Herpetomonas* aux flagellés aciculés qui présentent la structure décrite par PROWAZEK, et de rétablir l'ancien genre *Leptomonas* de KENT au profit des flagellés semblables par leur forme extérieure, qui ne possèdent qu'un seul flagelle. Le genre *Crithidia* continuerait à s'appliquer aux flagellés dits en « grain d'orge ». La question paraît ainsi résolue d'une façon assez claire, mais cette manière de voir n'est pas adoptée par PATTON, qui n'ayant pu colorer le double flagelle des *Herpetomonas* en 1908, dans ses publications diverses, a proposé un emploi nouveau de ces termes.

Pour cet auteur, le terme générique de *Crithidia* ne doit plus caractériser les formes en grain d'orge. Il y range les flagellés du type de ceux du Mélophage (fig. 112, p. 525) dont l'extrémité antérieure du corps est graduellement atténuée, le centrosome rapproché du noyau, et qui possèdent une légère membrane ondulante. Le nom de genre *Herpetomonas*, doit être alors réservé aux formes aciculées dont l'extrémité antérieure est arrondie ou tronquée brusquement (fig. 118, n^{os} 1 à 4), le centrosome plus franchement éloigné du noyau, et qui sont dépourvus de membrane ondulante. Dans sa dernière publication, en collaboration avec STRICKLAND (1908), l'auteur méconnaît complètement la distinction entre les genres *Herpetomonas* et *Leptomonas* basée sur les caractères auxquels ont fait allusion CHATTON et ALILAIRE.

On voit donc que les limites des différents genres sont loin d'être établies d'une façon définitive et nous croyons utile d'apporter à ce sujet une contribution basée sur nos observations personnelles.

Nous avons rencontré au Congo, dans l'intestin de Diptères adultes ou de leurs larves, un certain nombre de Cercomonadines qui appartiennent à trois types principaux :

Le type *Herpetomonas*, tel que l'a défini PROWAZEK ;

Le type *Leptomonas*, suivant la conception de CHATTON et ALILAIRE ;

Le type *Crithidia*, suivant la formule de LÉGER.

Examinons les caractères morphologiques et biologiques de ces différents organismes.

G. Herpetomonas Kent. — *Herpetomonas muscæ domesticæ* Burnett est une forme excessivement répandue au Congo chez plusieurs Muscides non piqueurs. Nous avons rencontré ce parasite chez *Musca domestica* L., *M. corvina* Fabr., *Sarcophaga nurus* Rond., *Pycnosoma putorium* Wied. C'est chez cette dernière mouche que le pourcentage d'infection a atteint le chiffre le plus élevé (90 0/0). On rencontre le flagellé aussi bien chez les larves qui vivent dans les latrines, que chez les adultes qui y pondent. Nous ne croyons pas, étant donnée la constance des caractères morphologiques, qu'il soit nécessaire de distinguer des formes spécifiques différentes suivant les hôtes divers, et nous rapportons, au moins provisoirement, tous ces organismes à l'espèce de BURNETT¹.

Le parasite présente une forme aciculée (fig. 118, n^{os} 1 et 2). Le corps chez les formes adultes mesure 25 μ de long sur 2 μ de large ; il est légèrement acuminé à l'extrémité

1. Il est probable d'ailleurs que les études ultérieures multiplieront le nombre des espèces du genre ; la forme générale du corps chez nos *Herpetomonas*, diffère légèrement de celle que figure PROWAZEK pour l'*H. muscæ domesticæ* ; peut-être s'agit-il d'organismes différents.

postérieure. Le noyau ovalaire, de $2,5$ à 3μ de long dans son plus grand diamètre, occupe la partie moyenne du corps. Quant au centrosome, il constitue une masse arrondie de $1 \mu 5$ de large, à 4 ou 5μ de l'extrémité antérieure. La racine flagellaire *épaissie* est très nettement visible : elle est *double* et donne naissance à deux flagelles accolés suivant toute leur longueur, mais nettement distincts cependant. Enfin à partir du centrosome s'étend dans toute l'étendue du corps protoplasmique un très fin filament rhizoplastique, qui se termine d'ordinaire, tantôt tout à fait à l'extrémité postérieure, tantôt un peu en avant de cette extrémité, par un petit granule colorable. Parfois, on distingue deux filaments séparés, qui cheminent côte à côte dans le cytoplasme, mais se réunissent à la partie antérieure (fig. 2).

On voit donc que les caractères cytologiques décrits par PROWAZEK, se retrouvent typiquement dans nos formes. Les stades jeunes du parasite, qui sont plus courts, présentent également deux flagelles

G. Leptomonas S. Kent. — À côté de ces parasites, nous avons rencontré, chez des mouches diverses et dans des conditions qui ne permettent pas de confusion possible, des flagellés aciculés qui ne possèdent manifestement qu'un *seul flagelle* à l'état normal, et sont dépourvus de rhizoplaste. Pour ce double motif, ces organismes doivent donc être différenciés génériquement des précédents, et nous adopterons à cet égard la terminologie très justement proposée par CHATTON et ALILAIRE. Ces *Leptomonas* appartiennent à plusieurs types spécifiques très différenciés, que nous décrirons ici sommairement.

L. pycnosomæ n. sp. — Cet intéressant flagellé a été rencontré plusieurs fois, en très grande abondance, dans le tube digestif des larves et des adultes de *Pycnosoma putorium* Wied, sans mélange avec aucune autre forme. Il est caractérisé, à tous les stades, par l'épaisseur extrême du flagelle, ou mieux par l'étiement, en avant, du corps protoplasmique, en une *lanière* colorée uniformément en rose foncé au Giemsa (fig. 118, nos 3, 4, 5). Il est difficile de dire si ce prolongement différencié du corps, est constitué uniquement par le flagelle ou par un ruban de cytoplasme bordant cet organe. Toujours est-il que ce fouet particulier prend une coloration uniforme, différente de celle du cytoplasme. Le corps lui-même est aciculé, comme chez les *Herpetomonas*, de 20μ de long chez les formes adultes (fig. 118, n° 3) et rétréci assez brusquement au niveau de la base de l'expansion flagellaire. La racine du flagelle apparaît comme un filament très mince, qui traverse la partie antérieure du corps pour se rattacher à un centrosome très fortement colorable, allongé transversalement, de 1μ de long sur $0 \mu 5$ de large. Chez les adultes nouvellement éclos, on trouve, à côté des individus flagellés qui sont rares, un grand nombre de *formes grégariniennes* dépourvues de flagelles, à corps plus ou moins fusiforme, plastique et déformable, et entièrement comparables à celles qui ont été décrites par PROWAZEK pour *H. muscæ domesticæ*. C'est vraisemblablement sous cette forme que subsiste le parasite dendant la nymphose.

L. sp. ? — Ce parasite, dont nous réserverons encore le qualificatif spécifique, est remarquable par sa gracilité et l'allongement du corps protoplasmique qui dépasse 35μ (fig. 118, nos 1 et 2). Le noyau est médian. Le centrosome, très apparent, à 2μ de l'extrémité antérieure brusquement arrondie. Le flagelle qui est cette fois grêle et bien détaché, mesure plus de 20μ . On ne voit pas la racine flagellaire.

Ce curieux flagellé a été rencontré deux fois dans l'intestin moyen des *Pycnosoma putorium* adultes. Nous n'en connaissons ni les stades jeunes ni les formes de division, ce qui nous empêche de le définir spécifiquement ; il est possible qu'il s'agisse d'individus isolés, adultes, du *L. mirabilis* décrit plus loin (p. 589), mais la présence d'un long flagelle rend incertaine cette attribution, ainsi que l'habitus extérieur. Ces grands

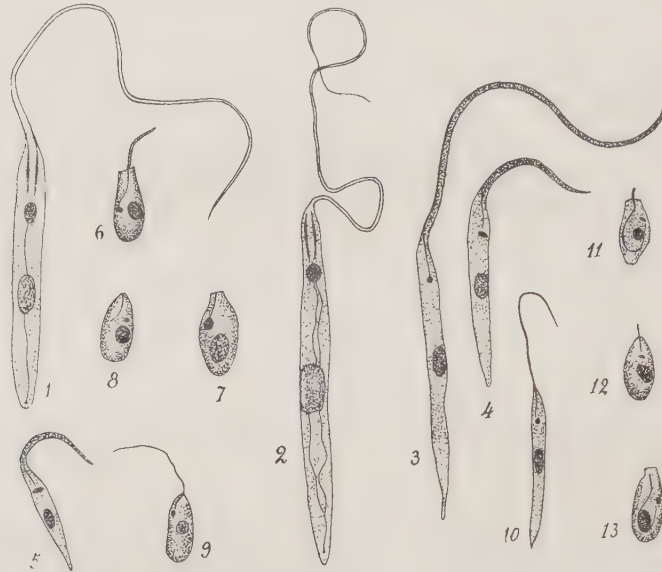


Fig. 118. — Types d'*Herpetomonas* et de *Leptomonas* des Diptères du Congo $\times 1600$.

1-2, *Herpetomonas* (de l'intestin du *Pycnosoma putorium*) ; 3, 4, 5, individus de tailles diverses de *Leptomonas pycnosomae* ; 6, 7, 8, corps de résistance de l'ampoule rectale, à différents stades, du même parasite (intestin de *Pycnosoma putorium*, larves et adultes) ; 9, stade *Crithidia*, du *Leptomonas larvicola* ; 10, *Leptomonas larvicola*, type ; 11-13, différents stades des corps de résistance rectaux du même parasite (intestin des larves de *Stratiomydes*).

flagellés ont en effet tendance à se lover sur eux-mêmes ; ils forment alors dans les replis de la membrane péritrophique des petites masses arrondies animées de contractions. Ils peuvent se détendre et se dérouler, mais nous ne les avons pas vu se déplacer en ligne droite comme les autres parasites.

L. Mesnili et *L. mirabilis* Roubaud 1908. — Parasites des *Pycnosomes* et de *Lucilies*. La description de ces intéressantes formes est donnée plus loin, avec leur figure ; voir p. 589 et suiv.)

L. larvicola n. sp. — Dans le tube digestif de larves indéterminées de *Stratiomyde*. Ces flagellés sont de petite taille (fig. 118, n° 10). Leur corps aciculé ne dépasse pas 12μ de long et le flagelle peut atteindre une fois et demie cette longueur ; le centrosome est petit et arrondi. Les numéros 9 à 13 représentent les stades divers d'évolution de ce parasite, dans l'intestin moyen et postérieur des larves, qui ont été trouvées parasitées d'une façon assez constante.

Des flagellés en grain d'orge, qui rappellent les *Crithidia* décrits par LÉGER et par NOVY, ont été rencontrés plusieurs fois chez les *Lucilies* et chez les larves de *Stratio-*

mydes (fig. 118, 9, 11, 16). Toutefois, bien que ces parasites puissent exister seuls, on trouve souvent *tous les passages* entre ces petites formes et les *Leptomonas* typiques. Nous ne croyons donc pas qu'il y ait lieu de les envisager comme appartenant à un genre distinct, et nous pensons fermement qu'il en sera de même pour les autres représentants encore subsistant de ce genre. A notre avis, le terme de *Crithidia* ne doit plus caractériser qu'un stade du cycle évolutif des *Leptomonas*.

Pour en revenir à la systématique des Cercomonadines de l'intestin des insectes, on voit, par ce qui précède, que les distinctions génériques entre *Herpetomonas* et *Leptomonas* proposées par CHATTON et ALILAIRE, sont pleinement confirmées par les caractères morphologiques très distincts que nous retrouvons chez ces deux types de flagellés. Quant au genre *Crithidia*, tel que l'a conçu LÉGER, nous ne croyons pas qu'il y ait lieu de le maintenir. Examinons maintenant ce qu'il faut penser de la classification de PATTON, qui place dans un genre à part, en restituant à leur profit le terme générique de *Crithidia*, les flagellés pourvus d'une membrane ondulante du type, par exemple, des parasites de l'intestin du mélophage, ou de *T. Grayi*, le parasite que nous avons étudié précédemment chez les Glossines¹.

A vrai dire, si l'on établit une comparaison directe entre des flagellés de ce type et les *Leptomonas* aciculés sans membrane ondulante, du type de l'*Herpetomonas* (*Leptomonas*) *jaculum* de LÉGER, du *Leptomonas drosophilæ* de CHATTON et ALILAIRE, ou encore de notre *L. larvicola* par exemple, on reconnaît qu'ils s'en différencient d'une façon notable et l'on pourrait à la rigueur, si l'on n'envisageait que les termes extrêmes de cette série, concevoir avec PATTON la nécessité d'un genre nouveau pour caractériser ces *Leptomonas* à membrane ondulante et à extrémité postérieure progressivement atténuée. Mais si l'on envisage toute la série des formes rapportées par PATTON à son genre *Crithidia*, on voit que la limite générique entre les formes aciculées totalement dépourvues de membrane ondulante et celles qui différencient cet appareil, en effilant leur région postérieure, est tout à fait obscure. Il est bien certain, d'ailleurs, que la présence d'une membrane ondulante est essentiellement un caractère d'ordre adaptatif. SENN (1902), LAVERAN et MESNIL (1904), LÉGER (1904), NOVY (1907) en ont jugé ainsi, et nous en donnerons pour preuve, dans le cas particulier, le fait que tous les flagellés à membrane ondulante réunis par PATTON dans le genre *Crithidia*, sont des formes parasites d'insectes suceurs de sang et qui vivent par suite dans un milieu sensiblement identi-

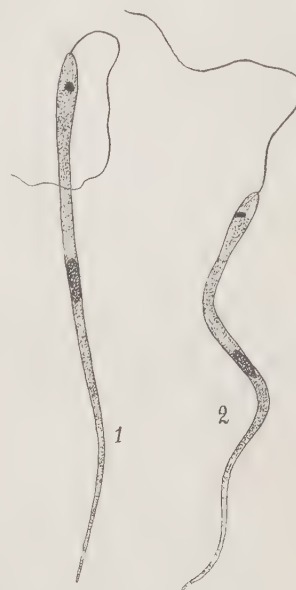


Fig. 119. — *Leptomonas* de l'intestin des Pycnosomes. Grandes formes à long flagelle sp ? $\times 1600$.

1. Dans une note toute récente, PROWAZEK (1909) envisage aussi la nécessité de réunir dans un genre spécial, à côté du genre *Leptomonas*, les parasites de ce type ; une coupure est en effet possible ici, mais d'une façon tout à fait arbitraire.

que. Depuis les *Crithidia fasciculata* et *Herpetomonas* (*Leptomonas*) *subulata* de LÉGER jusqu'aux parasites des Mélophages et des Glossines, on trouve ainsi tous les degrés possibles de développement de la membrane ondulante et de l'allongement concomitant de l'extrémité antérieure du corps.

Ces caractères ne sont donc que l'expression de la plasticité remarquable du corps de ces organismes ; ils sont insuffisants pour intervenir rationnellement dans la classification. Et nous ne trouvons guère de caractères morphologiques susceptibles d'étayer une distinction générique rigoureuse, entre toutes ces formes de l'intestin des insectes, que dans les détails de constitution cytologique énoncés plus haut, qui différencient, à coup sûr, les *Herpetomonas*, formes biflagellées à l'état adulte, des parasites uniflagellés du type *Leptomonas* et *Crithidia*, avec ou sans membrane ondulante, que nous réunissons en un seul et même type d'êtres.

Un caractère absolument commun à ces différents organismes, c'est la possibilité de former, à un certain stade de leur cycle évolutif des corps arrondis, sans flagelle, qui passent dans les fèces et sont évacués en grand nombre au dehors. Nous avons représenté dans la figure 118 (6, 7, 8, 11, 12, 13) les différents aspects des *Leptomonas* à ce stade. On voit le corps de l'organisme se condenser sur lui-même, tandis que le flagelle se rétracte à l'intérieur ; puis l'ensemble prend, d'une façon très constante, l'aspect d'une bouteille à col très court, par lequel fait saillie ce qui reste du flagelle. Bientôt les détails cytologiques s'effacent ; on ne peut plus distinguer le noyau, et le centrosome, et la partie libre du flagelle disparaît complètement. A cet état, on ne distingue pas de paroi kystique proprement dite, cependant, dans beaucoup de cas, l'organisme prend un aspect plus globuleux et plus réfringent qui laisse à penser à un durcissement particulier de l'ectoplasme.

Si ce ne sont pas là des kystes à proprement parler, ils en ont au moins certainement la valeur, et doivent être conçus comme les formes de dissémination des parasites. Leur analogie est complète à part l'absence d'enveloppe extérieure, avec les « kystes muqueux » décrits par PROWAZEK pour l'*Herpetomonas muscæ domesticæ*, et que nous n'avons pas eu l'occasion de retrouver. PATTON a décrit des corps arrondis de même nature, chez différents flagellés intestinaux d'insectes ; leur formation constitue, dans le cycle évolutif de ces organismes, un stade particulier qu'il distingue sous le terme de *stade postflagellé* ; il n'hésite pas à les désigner sous le nom de kystes. Nous croyons aussi fermement que ces corps sont les équivalents, dans beaucoup de cas, des *formes grégariennes*, signalées par LÉGER chez les *Herpetomonas* et les *Crithidia*.

La forme très constante que prennent les *Leptomonas* divers à ce stade, chez les Diptères, indique d'une manière absolue les relations étroites qui existent entre tous ces organismes, malgré leur différence d'aspect extérieur. L'existence de corps absolument semblables, dans le cycle évolutif des flagellés du Mélophage (fig. 112, nos 5 et 6) démontre également que ce parasite est étroitement affilié aux *Leptomonas* aciculés dépourvus de membrane ondulante, des Diptères non suceurs de sang. Nous avons appliqué le même raisonnement, comme on sait, au *Trypanosoma* (*Leptomonas*) *Grayi* des Glossines.

L'infection des Diptères par l'intermédiaire de ces corps qui sont émis en abon-

dance par le rectum, est hors de doute, comme le prouvent les observations suivantes. Aussitôt après la ponte, des œufs de Pycnosomes, issus de parents très fortement infectés, ont été placés sur de la viande propre ; 20 larves prélevées au hasard, sur un lot de plus d'une centaine vivant en commun sur cette viande, ont été examinées à des périodes diverses de leur croissance. *Aucune* n'a été trouvée héréditairement parasitée, malgré l'infection excessivement intense de la mouche mère.

Or, en prélevant les mêmes larves dans leur milieu naturel (le liquide des latrines) où elles vivent en commun de la même manière, *toutes* celles que nous avons examinées (20/20) ont été reconnues infectées. Or, au microscope, ce liquide nous a montré un très grand nombre de corps arrondis, semblables à ceux du rectum ou des fèces ; deux fois, il est vrai, nous y avons aperçu un *Leptomonas* ou *Herpetomonas* parfaitement normal et encore vivant à l'extérieur du corps de l'hôte. On peut reconnaître, en effet, que dans les fèces des mouches, les parasites sont assez souvent évacués aussi sous leur forme flagellée ; mais le très petit nombre des *Leptomonas* qui parviennent à l'extérieur à cet état, n'expliquerait pas le chiffre énorme de l'infection des larves.

D'autre part, en nourrissant des larves de Pycnosomes issues d'une ponte, sur les cadavres de mouches infectées qui avaient été soumis, au préalable, à la putréfaction en tube clos pendant huit jours, nous avons constaté, au bout d'une semaine, une infection presque générale, quoique faible, de ces larves, qui au début de l'expérience n'avaient montré aucun parasite.

Nous pensons donc que, d'une façon normale, la propagation des *Leptomonas* se fait par l'intermédiaire des corps arrondis émis par les fèces, qui représentent de véritables *formes de résistance* de ces flagellés. L'infection héréditaire, par contre, peut être considérée comme exceptionnelle, si, comme il est probable, elle existe également.

Identité des *Leptomonas* et des *Trypanosoma*

Les rapports des Trypanosomes du sang avec les *Leptomonas*, surtout lorsque l'on envisage les formes à membrane ondulante, apparaissent comme excessivement étroits. LAVERAN et MESNIL, en s'appuyant en particulier sur la quasi-identité des formes de culture de *T. Lewisi* et des Cercomonadines décrites par LÉGEN, considèrent avec SENN que *Trypanosoma* doit constituer un genre de la famille des *Oicomonadinæ* ou *Cercomonadinæ*. MESNIL¹, en 1904, s'est efforcé, à nouveau, d'appeler l'attention sur

1. Voir *Bull. I. Pasteur*, t. II, pp. 296 et 428.

l'intérêt que présentent les formes jeunes des trypanosomes, pour l'interprétation de l'origine de ces parasites. Certains auteurs ont été plus loin encore, et, s'appuyant surtout sur ce fait que beaucoup de *Leptomonas* et de *Crithidia* sont parasites d'invertébrés piqueurs, voient dans ces flagellés, non pas des parasites banaux, mais des stades de développement de trypanosomes de vertébrés.

Dès 1902, LÉGER, en faisant connaître le premier type du genre *Crithidia* (*C. fasciculata*) émettait très nettement l'idée, en raison de l'existence de ce flagellé chez un insecte suceur de sang, l'Anophèle, qu'il représentait peut-être un stade évolutif de quelque hématozoaire flagellé de vertébré. BRUMPT, en 1904, montrait le bien fondé de cette hypothèse, en observant la transformation des trypanosomes de poissons chez les Ilirudinées, en une forme *Leptomonas*, comparable aux formes de cultures du *T. Lewisi*. Il exprimait alors l'opinion que ces formes de culture représentaient certainement le cycle évolutif de différents types de trypanosomes chez leurs hôtes intermédiaires.

La même année, LÉGER revenait à nouveau sur cette idée, qu'un certain nombre des formes crithidiennes ou herpetomonadiennes des insectes piqueurs, sont vraisemblablement des stades d'hémoflagellés des vertébrés. Il en voyait même la démonstration dans les recherches de SCHAUDINN (1904) d'après lesquelles *Tryp. noctuæ* se multiplierait chez les *Culex* sous une forme crithidienne. Pour LÉGER, la forme ancestrale de certains trypanosomes du sang (1) est nettement une forme *Herpetomonas* (*Leptomonas*) qui, accomplissant d'abord son cycle entier chez un insecte non piqueur, se serait modifiée progressivement chez les insectes hématophages jusqu'à devenir capable de vivre dans le sang des vertébrés. « Les trypanosomes du sang, écrivait-il, ne représentent donc qu'une adaptation partielle et secondaire, d'un parasite primitivement intestinal ou entérocoelomique d'invertébré, ce qui explique pourquoi ils doivent retourner dans celui ci pour effectuer leur reproduction sexuée ».

Cette conception avait pour fondement ses recherches personnelles, non seulement sur les flagellés des insectes, mais aussi sur l'évolution chez les Piscicoles des trypanosomes et trypanoplasmes de poissons, dont les résultats confirmaient ceux de BRUMPT.

Les beaux travaux ultérieurs de ce dernier auteur, de 1906 et de 1907, donnent à cette conception un appui formel, en montrant, d'une part, la succession cyclique chez l'hôte invertébré de formes *Herpetomonas* (*Leptomonas*) et *trypanosome*, d'autre part le maintien possible, pendant un temps presque indéfini, de l'infection par voie d'hérédité, uniquement chez l'hôte invertébré. Les *Leptomonas* des sangsues représentent donc les formes de maintien durable des trypanosomes de poissons. Il apparaît ainsi, suivant l'idée même de LÉGER, que la transmission au vertébré est un phénomène presque secondaire, accidentel, d'une infection propre dès le début à l'invertébré piqueur.

NOVY, MAC NEAL et TORREY (1907) professent une idée analogue. Pour ces auteurs, le fait que les trypanosomes du sang, perdent *in vitro* leur forme normale, pour prendre une forme culturelle, *Crithidia* ou *Herpetomonas* (*Leptomonas*), analogue à celle des flagellés de l'intestin des insectes, démontre que cette forme du sang est le résultat d'une adaptation secondaire d'un organisme primitivement dérivé de l'intestin de ces

1. D'autres trypanosomes auraient pour LÉGER une origine trypanoplasmique.

arthropodes. Ils vont même plus loin encore, et s'attachent à démontrer, dans leurs mémoires de 1906 et 1907, que les flagellés de l'intestin des moustiques représentent les formes culturelles *in vivo*, de trypanosomes de vertébrés et que les termes de *Criethidia*, d'*Herpetomonas* (*Leptomonas*) ne doivent pas représenter des genres distincts, mais des stades divers du genre unique *Trypanosoma*.

Pour MINCHIN (1908), la relation des Trypanosomes et des *Herpetomonas* apparaît évidente; les formes qui prennent les trypanosomes dans les cultures représentent de véritables « formes larvaires récapitulatives ». Seulement l'origine première des Trypanosomes doit être cherchée dans le tube digestif des Vertébrés. Ce n'est que secondairement qu'ils en ont pénétré dans la circulation de ces derniers hôtes et de là dans l'organisme des invertébrés piqueurs. Il invoque à l'appui de cette théorie le fait que les Trypanosomes vrais ne sont connus que dans le sang des vertébrés et dans l'estomac des insectes qui les sucent, d'où il est raisonnable de conclure que ce sont les premiers qui ont infecté les seconds. Cette manière de voir est partagée par WOODCOCK (1909).

Cette théorie a pris naissance à la suite de la découverte du phénomène d'enkystement de *T. Grayi* dont nous avons déjà parlé. L'existence de Trypanoplasmes dans l'intestin de poissons, signalée par LÉGER (1905), peut s'interpréter en sa faveur. Il en est de même, comme l'a fait observer MESNIL¹, des récentes et très intéressantes observations de MILLER (1908), sur la transmission par voie intestinale aux rats blancs, d'une Hémogrégarine pathogène, l'*Hepatozoon perniciosum*.

Mais nous avons montré que le processus d'enkystement signalé était un processus banal pour les *Leptomonas* intestinaux d'insectes. Et, d'autre part, comme l'a fait observer avec raison WOODCOCK (*in*, Ray Lankester, 1909), l'existence d'*Herpetomonas* (*Leptomonas*) chez des insectes non piqueurs très divers, en particulier chez les Lépidoptères (LEVADITI, 1905), paraît bien indiquer que les invertébrés sont les premiers hôtes de ces organismes, et que ce n'est que d'une façon tout à fait secondaire qu'ils ont acquis des rapports avec les vertébrés. Aucun fait n'est encore venu démontrer l'existence de trypanosomes ou de *Leptomonas* typiques, dans l'intestin de vertébrés, qui seule argumenterait d'une façon sérieuse en faveur de la conception de MINCHIN. La présence d'un *Leptomonas* typique dans le sang du pigeon, signalée par les SERGENT (1907), ne s'interprète guère en ce sens. Au contraire, des données récentes nous permettent d'affirmer aujourd'hui l'existence de *Trypanosomes* chez des invertébrés non vulnérants, et de démontrer d'une manière absolue les relations de ces parasites avec des *Leptomonas* typiques. Ces faits plaident, radicalement, en faveur de la thèse de LÉGER, BRUMPT et NOVY.

Trypanosoma drosophilæ. — Les premiers, CHATTON et ALILAIRE ont fait connaître (1908), un véritable trypanosome chez *Drosophila confusa* Staeg. Ce parasite, décrit sous le nom de *T. drosophilæ* n. sp., très abondant dans les tubes de Malpighi, offre l'aspect de *T. dimorphon*, D. et TODD. Il n'a pas de flagelle libre et la membrane ondulante est peu développée. A côté de ce trypanosome, existe dans l'intestin un *Leptomonas* aciculé sans membrane ondulante; mais les auteurs ne sont pas parvenus à découvrir de formes intermédiaires, démontrant nettement, comme il est infiniment

1. Bull. I. Pasteur, t. VII, 30 avril 1909, p. 352.

probable, qu'il s'agit là d'un cycle du même parasite. Nos observations personnelles sur les parasites des Pycnosomes (1908, *d*, *e*) sont venues, peu de temps après, combler cette lacune d'une façon très heureuse.

Cycle évolutif des *Leptomonas mirabilis* et *Mesnili* Roubaud.

Nous avons rencontré dans le tube digestif des mouches vertes du Congo, deux *Leptomonas* d'un type très particulier. L'un se rencontre exclusivement chez *Pycnosoma putorium* Wied. ; c'est le *Leptomonas mirabilis* ; l'autre chez deux espèces de Lucilies, *L. latifrons* Schin. (= *sericata* Meig.) et *L. pilatei*¹ Xough. ; c'est le *Leptomonas Mesnili*.

Ces deux parasites, différant spécifiquement d'une façon notable, sont tous deux caractérisés par l'existence d'un stade jeune *trypanosome* mobile, auquel succède après fixation de l'organisme, un stade *Leptomonas*. C'est donc la répétition, d'une façon permanente, chez des mouches non piqueuses et non suceuses de sang, du phénomène très bref et tout à fait transitoire qui se passe dans la trompe des glossines.

Chez *Leptomonas mirabilis*, le trypanosome présente un corps protoplasmique allongé et grêle toujours plus ou moins arqué ou tordu en S très étiré. Le corps seul mesure de 16 à 18 μ de long sur 1 à 1 μ 5 de largeur moyenne. Le flagelle, dans sa partie libre, atteint plus de 2 fois la longueur du corps ; il est le plus souvent tordu en boucle vers l'arrière, puis il se ramène en avant. Parfois, on peut suivre dans toute l'étendue du flagelle une mince bordure protoplasmique continue (9 et 10). Il n'existe pas de membrane ondulante ; le flagelle paraît pénétrer à l'intérieur du corps qu'il parcourt ainsi dans toute sa longueur, pour aller se rattacher à un volumineux centrosome arrondi, qui occupe l'extrémité postérieure terminée en pointe fine. Le noyau est en forme de bâtonnet grêle, plus ou moins tordu ou sinueux, de 4 à 5 μ de long, sur 0 μ 5 de large. Par l'ensemble de ces caractères, ces parasites se trouvent rappeler étonnamment les gamètes mâles de *T. Lewisi* figurés par PROWAZEK (1905).

Ces trypanosomes peuvent se déplacer librement dans le liquide intestinal. Leur mouvement est alors très spécial. Ils ne nagent pas à proprement parler mais sautillent sur place, par détorsion brusque de leur long flagelle ; cet organe agit ici un peu à la façon d'une rame, ou mieux d'une perche qui, prenant appui sur le substratum solide, pousserait le corps en avant. Jamais ces parasites, qui sont souvent très abondants dans les mouches, ne paraissent eux-mêmes en voie de division. On peut dire que l'être ne se multiplie pas à ce stade.

Les trypanosomes libres se rencontrent à l'exclusion de toute autre forme dans la

1. Nous devons cette détermination à l'obligeance du savant diptériste de Liegnitz, M. Th. Becker.

partie antérieure de l'intestin moyen ; ils ne remontent pas plus haut. On les trouve aussi, quelquefois, dans l'ampoule rectale, seuls ou mêlés à des formes de résistance arrondies, sans flagelle (fig. 11) qui ressemblent aux formes grégariennes décrites par LÉGER (1903), notamment pour *Crithidia minuta*.

Dans la première partie de l'intestin postérieur, les trypanosomes sont plus rarement libres. On constate qu'ils sont, pour la plupart, *fixés par l'extrême bout du flagelle* soit entre eux, à deux ou à plusieurs, soit à des formes *Leptomonas* typiques. On peut



Fig. 120. — *Leptomonas mirabilis* $\times 960$ env.

1, 2, formes géantes ; 3, 4, Trypanosomes fixés ; 5, déplacement du blépharoplaste ; 6, forme normale jeune ; 7, forme normale à noyau de trypanosome ; 8, trypanosome libre ; 9, 10, trypanosomes à bordure protoplasmique flagellaire ; Association par soudure des flagelles ; 11, formes grégariennes.

alors reconnaître facilement que les *Leptomonas* sont directement issus des trypanosomes ; après la fixation, le corps se redresse, la portion interne du flagelle semble s'extraire du corps entraînant à sa suite le centrosome qui prend une position antérieure (fig. 5, 7) ; ultérieurement, mais après que ces phénomènes se sont produits, le bâtonnet nucléaire se condense en une masse arrondie ou ovoïde (fig. 6). Tous les passages existent entre les trypanosomes et les *Leptomonas*.

Les *Leptomonas* jeunes, au moment de la fixation, mesurent de 18 à 20μ de long sur $1 \mu 5$ de large. Leur flagelle très long atteint deux fois et demi la longueur totale du corps. Mais bientôt leur corps s'allonge d'une façon démesurée, en même temps que le flagelle se raccourcit. Tous les passages s'observent également entre les formes jeunes et certaines formes *Leptomonas* géantes qui peuvent atteindre 200μ de long sur une largeur de $3 \mu 5$ à 5μ (fig. 1 et 2). A cet état, l'extrémité postérieure de l'être offre l'aspect d'un prolongement filiforme excessivement grêle, tandis que le flagelle semble avoir complètement disparu à l'extérieur du corps. La racine flagellaire, rattachée au centrosome, est encore visible quoique difficilement, tandis que la partie libre de l'organe semble s'être condensée en une masse d'apparence muqueuse, peu colo-

rable, formant bouchon à la partie antérieure du corps. Les formes jeunes peuvent se fixer à cette masse qui est très probablement d'origine flagellaire, car on ne la rencontre que chez les formes âgées dont le flagelle est nul ou très réduit.

La réunion en colonies intriquées les unes aux autres, de ces divers organismes, forme un paquet grouillant dans l'intestin postérieur des Pycnosomes. Les formes géantes ne sont jamais libres. Elles ne sont douées que de faibles mouvements de l'extrémité postérieure. En revanche les *Leptomonas* jeunes paraissent pouvoir se détacher et circuler librement comme les trypanosomes, quoique beaucoup plus rarement.

La multiplication ne se produit qu'au stade *Leptomonas*. Les formes jeunes se divisent longitudinalement d'une façon très active, mais les formes géantes ne sont plus capables de le faire. Or, l'apparition des trypanosomes ne paraît se produire que chez les colonies d'âge peu avancé; dans un cas, où toutes les formes des colonies étaient géantes, ce qui témoigne d'une infection ancienne, nous n'avons plus rencontré aucun trypanosome. On peut donc dire que ces derniers proviennent des *Leptomonas* jeunes, de même que ceux-ci sont issus de la transformation des trypanosomes. En d'autres termes, une partie des jeunes parasites issus de la multiplication des *Leptomonas*, peuvent redevenir mobiles et reprendre l'aspect trypanosome.

Le parasite que nous avons décrit sous le nom de *Leptomonas Mesnili* (fig. 121), diffère du précédent par ses dimensions de plus de moitié moindres et par la forme trapue du trypanosome et des stades jeunes. Mais la marche des phénomènes indiqués pour *L. mirabilis*, les particularités de structure essentielles de l'organisme à ses différents stades, sont identiquement de même ordre que pour le parasite des Pycnosomes.

Le trypanosome possède un long flagelle libre, qui mesure près de deux fois la longueur du corps, laquelle varie de 4 à 9 μ . Le noyau est en forme de bâtonnet grêle, comme chez les gamètes mâles de *T. Lewisi* du pou des rats; le centrosome occupe la partie postérieure du corps et se rattache au flagelle qui paraît interne. Il n'existe pas de membrane ondulante. Les *Leptomonas* jeunes ont, cette fois, l'aspect très accusé de *Crithidia*, mais leur extrémité postérieure s'étire bientôt en un prolongement lacinié, quelquefois filiforme. La longueur des formes géantes atteint 70 μ . Leur flagelle, ici encore, se raccourcit au fur et à mesure que la taille augmente, et dans les colonies âgées sa place est occupée par une substance unissante qui empâte la région antérieure des divers individus et les réunit les uns aux autres. Pareil fait a été signalé d'ailleurs par PROWAZEK, (1904) chez l'*Herpetomonas muscæ domesticæ*.

Ici encore, les trypanosomes ne sont jamais trouvés en voie de division. Ils paraissent issus des formes *Leptomonas* ou *Crithidia* jeunes, qui se multiplient très activement, et dont certains individus peuvent sans doute repasser à l'état libre et se transformer à nouveau en trypanosomes.

Leptomonas mirabilis a été rencontré sept fois sur une centaine de *Pycnosomes* étudiées. Il ne paraît pas exister chez *P. marginatum* Wied. C'est un parasite beaucoup plus rare chez ces mouches que l'*Herpetomonas muscæ domesticæ* Burn., qui infectait également ces Muscides, dans la proportion de 90 0/0 à Brazzaville. Souvent d'ailleurs il y avait infection mixte, mais les *Herpetomonas* se cantonnaient alors

exclusivement dans l'intestin antérieur. Il n'y a pas de doute que ces derniers parasites ne soient complètement distincts du cycle évolutif des précédents : leur structure spéciale les fait aisément reconnaître, et d'ailleurs deux fois *L. mirabilis* a été rencontré seul, dans l'intestin des Pycnosomes.

L. Mesnili est un parasite beaucoup plus rare que *L. mirabilis* ; il n'a été rencontré que deux fois chez deux espèces différentes de Lucilies, la première fois seul, la seconde en infection mixte avec des *Herpetomonas* et des *Crithidia* qu'on trouve d'ailleurs isolément chez la plupart des Lucilies du Congo et qui se distinguent facilement des précédentes par leurs caractères morphologiques.

Evolution comparée des Leptomonas chez les Pycnosomes, et des Trypanosomes chez les Glossines. — Ces deux exemples constituent une démonstration évidente de la



Fig. 121. — *Leptomonas Mesnili* $\times 4.000$ d.

1, Trypanosomes ; 2, formes de transition ; 3, *Leptomonas* jeunes ; 4-5, Groupements flagellaires de *Leptomonas* jeunes ; 6-7, Groupements flagellaires de trypanosomes et formes de transition ; 8, fragment d'une colonie de formes géantes ; 9, Association de formes d'âges différents ; 10, leptomonas à deux flagelles, début d'un stade de division ; 11, Association de formes âgées à extrémité postérieure tronquée.

thèse soutenue par Novy, sur l'identité générique des *Trypanosoma* et des *Leptomonas*. Il ne nous semble pas qu'il puisse y avoir matière à discussion à cet égard. Les formes trypanosomes de nos deux *Leptomonas* sont à vrai dire un peu spéciales. Ils sont dépourvus de membrane ondulante, et leur mouvement diffère de celui des trypanosomes du sang. Mais ce sont là des caractères qui tiennent uniquement à la nature du milieu, dense, épais, chargé de matériaux solides de toutes sortes, où vivent ces organismes dans l'intestin de mouches omnivores comme les Pycnosomes et les Lucilies. Il y a, somme toute, entre ces trypanosomes et ceux du sang des vertébrés, les mêmes rapports qu'entre les *Leptomonas* sans membrane ondulante des invertébrés non piqueurs et ceux des invertébrés suceurs de sang.

On peut dire que la membrane ondulante apparaît chez les *Leptomonas*, lorsque la constitution du milieu intestinal où ils vivent se rapproche de celle du sang. Il n'y a pas de raison pour qu'il n'en soit pas de même chez les trypanosomes.

Si l'on compare maintenant le cycle évolutif de *Leptomonas mirabilis* et de

L. mesnili, dans l'intestin des mouches vertes, avec celui des trypanosomes pathogènes dans la trompe des glossines, on voit se dégager, entre ces différents organismes, des analogies extrêmement remarquables. C'est même cette comparaison qui nous permet d'affirmer que le cycle constaté dans la trompe des glossines, n'est pas un simple phénomène de culture, suivant la conception particulière de Novy. Nous ne pensons pas, en effet, avec cet auteur, que l'organisme des insectes soit comparable à un tube de gélose-sang et qu'il faille interpréter les formes de flagellés, qu'on rencontre dans l'intestin ou dans la trompe de ces arthropodes, comme des formes culturelles, soit de trypanosomes du sang, soit d'autres parasites vivant à l'extérieur, à l'état libre, ou dans des sucs végétaux. Notamment, la succession telle que nous l'avons indiquée, de formes trypanosomes et de formes fixées qui sont de véritables *Leptomonas*, dans un même milieu salivaire où les conditions sont sensiblement constantes, indique nettement un phénomène d'évolution biologique, et non un simple processus de multiplication sous un état morphologique un peu spécial, comme il s'en produit *in vitro*.

Tout d'abord, la tendance à la fixation par l'extrémité des flagelles dénote des modifications particulières de cet organe, de même nature chez nos *Leptomonas* que chez les *Trypanosomes* du sang.

Il faut concevoir que, pour ces derniers, lorsqu'ils évoluent dans le milieu salivaire, la partie terminale du flagelle doit subir une transformation en une substance de nature visqueuse puisqu'ils sont désormais capables de s'attacher énergiquement à un substratum inerte quelconque. Chez nos *Leptomonas*, nous n'avons pas constaté que les *trypanosomes* présentent cette propriété à un degré quelconque. Ils ne paraissent capables que de s'unir entre eux par les flagelles, mais ils ne se fixent directement ni aux parois intestinales, ni au verre des préparations où on les observe. Cependant, la transformation du flagelle chez les formes âgées en une substance unissante, est évidente. Il est très probable que c'est là une propriété générale, à des degrés divers, chez les *Leptomonas* et aussi les *Herpetomonas* (PROWAZEK)¹.

L'allongement démesuré de l'extrémité postérieure, signalé chez la plupart des formes *Leptomonas* fixées des trypanosomes pathogènes, est un phénomène de même ordre que celui qui se produit chez nos formes géantes. A cet égard la comparaison s'impose, surtout, entre ces dernières et les longues formes fixées de *T. Casal-boui*, dont l'extrémité postérieure s'étire en un prolongement filiforme. Dans les deux cas, ces formes démesurément effilées ne sont plus capables que de mouvements d'oscillation très lents. D'autre part, ainsi que nous l'avons signalé, au delà d'une certaine dimension ces parasites ne se multiplient plus; les formes géantes de nos *Leptomonas* de même que les grandes formes fixées des trypanosomes, ne sont plus que des formes végétatives.

Les propriétés reproductrices sont entièrement dévolues aux formes jeunes; ce sont également ces formes qui conservent, à l'exclusion des autres, une plascicité suffisante pour reprendre la forme trypanosome.

1. PROWAZEK (1905) a émis l'idée que le blépharoplaste sécrétait une substance visqueuse, capable de servir à l'union des trypanosomes dans les rosaces. Nous pensons plutôt qu'il s'agit d'une modification du flagelle lui-même.

La forme trypanosome est une forme adaptée. — Chez *Leptomonas Mesnili* et *mirabilis*, la forme trypanosome paraît être nettement la *forme propagatrice* de l'espèce. Elle correspond à une adaptation temporaire, d'un organisme normalement fixé, à la vie libre. Ces parasites mobiles, qui peuvent se déplacer aisément au milieu du feutrage épais des colonies fixées, pénètrent dans le rectum où nous avons constaté leur présence chez *L. mirabilis*, et s'y transforment en ces masses arrondies sans flagelle auxquelles nous donnons la valeur de kystes, bien que nous n'ayons pas pu leur déceler, avec certitude, de membrane d'enveloppe. Ces corps de résistance, si constants chez tous les *Leptomonas*, paraissent ici dérivés uniquement des trypanosomes, à l'exclusion des autres formes. C'est là l'état sous lequel le parasite est disséminé dans le milieu extérieur, et capable d'infecter un nouvel hôte.

Chez les trypanosomes pathogènes, la forme trypanosome que nous avons vu reparaître, dans la plupart des cas, aux dépens des formes fixées courtes, est également, à notre sens, la *forme propagatrice* de l'espèce, beaucoup plutôt que les formes fixées *Leptomonas*. C'est peut-être même à la réapparition difficile de ce stade évolutif, chez les Glossines soumises aux conditions de la captivité, que sont dus les échecs si fréquents, comme nous le verrons plus loin, des expériences de transmission. C'est en effet avec *T. Cazalboui* que nous avons constaté le plus grand nombre de trypanosomes normaux, coexistant dans la trompe avec les formes fixées. Avec les autres virus, les trypanosomes n'ont été rencontrés que d'une manière exceptionnelle, et souvent à un état plus ou moins anormal. Or, les expériences de BOUET (1907-*b*) semblent montrer que la transmission de *T. Cazalboui* est relativement facile; il y a sans doute une relation entre les résultats aisés de ces expériences et la fréquence des trypanosomes d'après nos propres observations morphologiques. Nous pensons au surplus, que les formes trypanosomes ne reparaissent sans doute que d'une façon très fugace dans le milieu salivaire des Glossines, et qu'elles ne tardent pas à se fixer à nouveau, après s'être déplacées pendant quelques instants, comme l'ont fait, au début du phénomène, les trypanosomes ingérés avec le sang.

Si ces formes peuvent être déversées dans le sang de l'hôte au moment des piqûres, ce sont elles, vraisemblablement, plutôt que les *f. Leptomonas*, qui seront le point de départ d'une nouvelle infection du vertébré.

Dans les deux cas, aussi bien chez nos Cercomonadines de l'intestin des Pycnosomes et des Lucilies, que chez les trypanosomes qui évoluent dans le milieu salivaire des Glossines, la forme *trypanosome*, essentiellement mobile, apparaît comme le résultat d'une adaptation à la vie libre, de flagellés normalement fixés dont la forme type et primitive est la forme *Leptomonas*. Ainsi s'affirme l'identité de ces deux sortes d'organismes. Seulement, la valeur relative des deux phases du même cycle évolutif, diffère considérablement suivant chacun d'eux.

Chez les parasites des Pycnosomes et des Lucilies, où le cycle entier s'effectue dans le même hôte, la phase *Leptomonas* fixée est la forme durable, principale, de la vie de l'être; le stade trypanosome ne correspond qu'à une adaptation temporaire de jeunes formes, incapables de se reproduire sous cet état, à la vie mobile dans le tube digestif de l'insecte. Chez les trypanosomes pathogènes au contraire, le stade fixé dans la trompe n'est que d'une durée très courte; la majeure partie de la vie de ces êtres se

passer dans le sang du vertébré, à l'état libre, sous la forme adaptée trypanosome qui est capable de se multiplier, et qui constitue désormais la forme habituelle de ces parasites.

Signification phylogénique de la forme fixée des Trypanosomes. — Ces observations nous conduisent à l'expression formelle de cette idée, que *Leptomonas* et *Trypanosomes* ne représentent que deux formes distinctes, dues à une adaptation à des milieux ou à des modes de vie différents, d'un seul et même type d'organismes.

Cependant l'évolution qui se passe, pour les trypanosomes pathogènes, dans la trompe des Glossines, diffère beaucoup, et par son siège en dehors du tube digestif proprement dit, et par la brièveté de sa durée, de celle qui se passe pour les *Leptomonas* banaux dans l'intestin des insectes. À cet égard, par conséquent, le cycle chez la Glossine n'est pas comparable, non plus, à celui que BRUMPT a mis en évidence pour certains trypanosomes et trypanoplasmes chez les Hirudinées. L'infection de la mouche ne dure qu'un temps très court ; elle n'est pas héréditaire, et l'on ne peut plus dire ici, avec ce dernier auteur, que l'infection du mammifère soit le résultat d'une adaptation, *secondaire* et *accidentelle* au sang de celui-ci, d'un parasite normal d'invertébré piqueur. C'est le milieu sanguin du mammifère, qui constitue le milieu normal des trypanosomes. L'évolution chez la Glossine, qui est éphémère et juste suffisante pour permettre la propagation de l'espèce, ne doit plus apparaître dès lors que comme un rappel fugace des conditions de vie ancestrales.

Cependant nous avons vu que, dans la nature, l'infection de la trompe est sans doute précédée parfois d'une multiplication plus durable des trypanosomes dans le tube digestif des mouches. Des expériences récentes de KLEINE (1909) dont il sera question plus loin, légitiment ces données basées uniquement sur la morphologie. Dans ce cas, l'évolution des parasites se rapprocherait davantage de celle qui se passe chez les Hirudinées ¹.

Quelle que soit cette durée, l'aboutissement normal du phénomène de multiplication intestinal est encore ici, la fixation dans la trompe des trypanosomes mobiles et leur transformation en *Leptomonas* : c'est là le phénomène véritablement capital, au point de vue morphologique, qui démontre que les Glossines exercent une action très spéciale sur ces parasites.

Par analogie avec le processus évolutif que nous avons décrit dans l'intestin des Pycnosomes et des Lucilies, nous sommes dès lors en droit de poser la conclusion suivante :

Les agents pathogènes des trypanosomiases d'Afrique qui sévissent dans les zones à tsé-tsé, sont des formes, adaptées au sang des mammifères, de certains Leptomonas parasites primitifs de ces mouches.

L'évolution caractéristique se passe, ici, en dehors du tube digestif proprement dit des mouches. Elle est néanmoins suffisamment accusée morphologiquement pour qu'on puisse nettement discerner sa signification ancestrale... La forme *Leptomonas* fixée des trypanosomes pathogènes, n'est plus sans doute qu'un souvenir phylogéni-

1. Elle serait également beaucoup plus comparable à celle que CHAGAS (1909) vient de signaler tout dernièrement chez un hémiptère du genre *Conorhinus* pour un trypanosome nouveau de mammifère inoculable à l'homme.

que ; mais la rapidité, l'instantanéité pour ainsi, avec laquelle le trypanosome revient à cet état, sous l'influence de certaines conditions du milieu salivaire, démontre que la transformation du parasite de l'insecte en parasite du mammifère, n'est pas encore absolument définitive. Cette évolution accélérée permet cependant d'affirmer, dès maintenant, que les Glossines se comportent vis-à-vis des trypanosomes comme de véritables hôtes intermédiaires.

Pour préciser la valeur biologique et phylogénique de ce rôle, nous résumerons ici dans un aperçu tout à fait général et comparatif, les types divers de l'évolution et du mode de transmission des trypanosomes du sang.

Dans un premier mode, nous voyons les trypanosomes évoluer chez l'invertébré d'une façon durable ; ils sont capables de se maintenir pendant un temps presque indéfini chez ce dernier et de se transmettre héréditairement à sa descendance. C'est ce qui se produit pour les trypanosomes de poissons et de batraciens, chez les Hirudi-nées. On peut ici considérer l'infection du vertébré comme tout à fait secondaire. C'est un véritable parasite de l'invertébré qui est inoculé, fortuitement pour ainsi dire, au vertébré.

Dans un deuxième type, l'évolution des trypanosomes chez l'hôte invertébré est beaucoup plus discrète ; elle est essentiellement transitoire et ne constitue qu'un rappel accéléré et tout à fait temporaire de l'état primitif précédent. C'est bien là le trait caractéristique de l'évolution des trypanosomes pathogènes dans la trompe des Glossines. Le parasitisme chez le vertébré est devenu pour ces flagellés nécessaire et fondamental.

Un troisième stade est réalisé, par exemple, avec les trypanosomes du type du Surra de l'Inde, le *Debab* (SERGENT 1905) et les trypanosomiases africaines voisines (LAVERAN 1907-c), qui sévissent en dehors des zones à Glossines¹. Jusqu'à présent, rien ne démontre que les agents de ces affections présentent, chez les insectes piqueurs, aucun indice d'évolution, même très rapide. Ils sont transmis mécaniquement par les piqûres de Diptères divers, et leur cycle chez l'invertébré se trouve, par conséquent, réduit à un séjour extrêmement court, au milieu du sang absorbé, dans les pièces vulnérantes ou les parties initiales du tube digestif de ces insectes. Ces flagellés sont ici entièrement adaptés au milieu sanguin du vertébré.

Enfin, avec les parasites de la Dourine (*T. equiperdum*), on atteint le terme extrême de cette série. Ces trypanosomes ont définitivement perdu tout rapport primitif avec les invertébrés piqueurs ; leur transmission s'effectue directement d'un mammifère à l'autre, par le simple contact des muqueuses, sans l'intervention d'un hôte intermédiaire ni même d'un vecteur mécanique.

Nous voyons donc ainsi se préciser d'une façon remarquable la marche progressive de l'évolution des trypanosomes. On assiste à l'adaptation de plus en plus exclusive de

1. Il en est ainsi très vraisemblablement aussi pour les parasites du sang des rats *T. Lewisi*. L'évolution décrite par PROWAZEK dans le tube digestif des *Hæmatopinus* ne nous paraît être qu'un simple phénomène de culture ; le mode de transmission normal de ce trypanosome doit être la transmission directe, et les recherches de RABINOWITCH et KEMPNER (1899), celles de NUTTALL (1938) montrent que les puces jouent un rôle au moins aussi important que les poux dans cette inoculation, qui paraît purement passive et mécanique.

ces parasites au milieu sanguin du vertébré, ce qui entraîne leur indépendance croissante vis-à-vis de l'invertébré piqueur. Le cycle primitif fondamental chez ce dernier, réduit son importance et s'annule, et les *Leptomonas* intestinaux deviennent des hématozoaires typiques. L'évolution très particulière des trypanosomes pathogènes que nous avons mise en évidence dans la trompe des Glossines, est à cet égard, par son type si net de transition, extrêmement instructive. Le raccourcissement de la phase évolutive chez l'insecte y est tel que les parasites ne pénètrent même plus dans l'intestin pour s'y multiplier et s'y transformer ; ils effectuent leur évolution directement dans la trompe, à l'entrée du tube digestif et leur cycle n'est plus guère qu'un *cycle d'attente à caractère presque accidentel*.

Ces faits nous conduisent, comme on le voit, à des conclusions exactement opposées à celles de MINCHIN, mais qui s'accordent davantage, quoique d'une manière assez spéciale, avec celles de LÉGER, BRUMPT et NOVY.

Cependant nous ne saurions souscrire entièrement aux conceptions particulières de ces auteurs en ce qui concerne les *Leptomonas* et les *Crithidia* d'insectes piqueurs. Il est manifeste qu'il ne convient pas de généraliser et de rapporter à des stades de développement d'hématozoaires flagellés de vertébrés, toutes les formes rencontrées dans le tube digestif des insectes hémato-phages. L'exemple du *Mélophage* est là pour démontrer qu'un grand nombre de ces parasites peuvent être de simples flagellés d'insectes, qui ne passent aucune partie de leur existence dans le sang des vertébrés¹.

Relations des Trypanosomes du sang avec les Hémocytozoaires

Nous venons de voir, dans les pages qui précèdent, comment on peut concevoir que des flagellés intestinaux parasites de certains vers ou d'insectes non piqueurs, sont devenus des hématozoaires flagellés normaux et exclusifs du sang des vertébrés. L'évolution des trypanosomes pathogènes dans la trompe des Glossines nous a fait saisir l'un des termes les plus démonstratifs de cette transformation. Il nous faut maintenant, sans dépasser le cadre de cette étude, dire quelques mots d'une théorie nouvelle, complémentaire de la précédente, celle de l'origine flagellée des hématozoaires endoglobulaires.

Cette théorie a été illustrée en 1904, par les mémorables recherches de SCHAUDINN sur les alternances de génération des hématozoaires de la chevêche, l'*Halteri-*

1. Des travaux tout récents de CHAGAS sur la transmission à l'homme des trypanosomes intestinaux d'un hémiptère piqueur (*Conorhinus*) vont apporter des lumières nouvelles à cette question. Il en est de même des travaux de BALDREY du laboratoire d'HAUIMANN sur la transmission après dix jours de *Tr. Lewisi* par les poux des rats. Nous regrettons de ne pouvoir nous étendre davantage sur les résultats de ces auteurs, qui ont paru au cours de l'impression de notre mémoire.

dium noctuæ et l'*Hæmamœba Ziemanni*. La formation de véritables trypanosomes aux dépens d'hémosporidies constituait l'un des faits les plus sensationnels de ce mémoire, dont l'exactitude a été fortement contestée et demande encore confirmation à l'heure actuelle. Les recherches des SERGENT (1904-1905) sur le même sujet, corroborent en partie ces idées, mais ne sont pas exemptes de toute critique comme les auteurs l'ont eux-mêmes reconnu. Cependant, au point de vue phylogénique tout au moins, on peut dire que les conceptions de SCHAUDINN sont aujourd'hui assurées de triompher. Un grand nombre de faits s'accumulent tous les jours en leur faveur : nous n'envisagerons ici que les principaux.

Les cultures des *Leishmania* réalisées pour la première fois par ROGERS (1904) et reprises récemment avec un succès décisif par CH. NICOLLE (1908, *a, b, c*), ont mis en évidence les relations inattendues de ces parasites endocellulaires, avec les flagellés du type *Leptomonas*. Les intéressantes recherches de PATTON (1907 *a* 1908) sur le développement des mêmes parasites dans le tube digestif de la Punaise des lits (*Cimex rotundatus*) ont même amené cet auteur (1907 *b*, 1908 *b*, 1909) à établir une comparaison intéressante entre le cycle évolutif des corps de LEISHMAN et celui des *Leptomonas* de l'intestin des *Culex* et des *Lygæus*. On voit en effet, dans les deux cas, des corps arrondis pourvus d'un noyau et d'un centrosome, mais sans trace de flagelle, évoluer en formes *Leptomonas* typiques. Ces faits sont réellement suggestifs.

L'existence de formes endoglobulaires pour les trypanosomes du sang n'a jamais été constatée d'un manière bien nette. Pourtant HÖHNEL, récemment, en a signalé pour *T. congolense*, mais ses figures ne nous semblent pas démonstratives. En revanche, on connaît maintenant divers exemples de parasites endoglobulaires pourvus d'un noyau et d'un blépharoplaste, qui parfois même présentent un véritable aspect de trypanosome.

BILLET (1904), BRUMPT (1904), ont signalé comme représentant des stades évolutifs de *Drepanidium* ou d'hémogrégarine, des parasites sans flagelle mais porteurs d'un centrosome très net.

Edmond et Etienne SERGENT (1908) décrivent des Sporozoïtes bi-nucléés de *Plasmodium*. Tout récemment WOODCOCK (1909) a signalé l'existence d'un dimorphisme nucléaire chez un *Halteridium* en même temps que les relations probables de ces hématozoaires avec un Trypanosome. Nous avons précédemment étudié dans l'intestin de Glossines capturées à l'état libre (page 524) des organismes sans flagelle, mais présentant l'aspect de trypanosomes ou de *Leptomonas* (Pl. IV, fig. 1-17) qui correspondent vraisemblablement à des formes d'évolution de parasites endoglobulaires.

Dans cet ordre d'idées, le singulier parasite décrit par MESNIL et BRIMONT (1908) sous le nom d'*Endotrypanum Schaudinni*, constitue un type intermédiaire des plus nets entre les Trypanosomes et les Hémocytozoaires. C'est un parasite intraglobulaire dont la forme rappelle beaucoup celle des Trypanosomes du type *congolense-dimorphon*. Le blépharoplaste est en forme de bâtonnet rapproché du noyau ; ce parasite se rapproche morphologiquement beaucoup de ceux que nous venons de signaler à l'état libre dans l'intestin de *Gl. palpalis*.

Enfin nous signalerons encore la ressemblance très grande qui existe entre les formes trypanosomes à noyau allongé, en bâtonnet, de notre *Leptomonas mirabilis* (page 590)

et les microgramètes de *Proteosoma* décrits et figurés en 1907 par HARTMANN, dans son étude sur les relations phylogéniques entre Trypanosomes et Hématozoaires endoglobulaires.

Nous voyons donc, en somme, les faits converger de façons très diverses en faveur de cette théorie, et la notion acquise dans le précédent chapitre sur les rapports des flagellés intestinaux des invertébrés du type *Leptomonas*, avec les *Trypanosoma* du sang des vertébrés, vient ainsi s'étendre d'une façon très inattendue et tout à fait remarquable, jusqu'au groupe, si intéressant au double point de vue biologique et pathologique, des Hémocytozoaires.

Rôle étiologique de la *Glossina Palpalis*

Étude expérimentale

Connaissant maintenant les processus divers de multiplication ou d'évolution des Trypanosomes pathogènes, dans l'organisme des glossines, il nous faut chercher à établir, expérimentalement, la valeur réelle de chacun d'eux, au point de vue de la transmission des parasites.

1. Transmission par les formes de culture intestinale

Tous les auteurs qui ont traité la question ont reconnu que les trypanosomes contenus dans l'intestin des mouches, parfois en très grande abondance, aussi bien dans les infections déterminées au laboratoire, que dans les infections à « trypanosomes sauvages », étaient incapables de contaminer les mammifères.

Bruce a pu constater qu'au bout d'une heure et demie les parasites du Nagana, absorbés par *G. morsitans*, avaient perdu toute virulence. KOCH, MINCHIN, STUHLMANN, BOUET, n'ont pas réussi à transmettre par inoculations des trypanosomes intestinaux de types divers. Ces insuccès constants sont un des plus sérieux arguments sur lesquels peuvent tabler les critiques, pour affirmer que les flagellés aperçus par ces auteurs dans le tube digestif des mouches, n'ont rien de commun avec les trypanosomes des mammifères.

Nous ne pensons nullement qu'il faille tenir ce raisonnement, et cependant nos résultats, comme ceux de nos devanciers, ont tous été frappés de l'insuccès le plus complet.

Expérience I. — Le 9 juillet, inoculation à une souris blanche et à un rat du contenu intestinal de 4 *G. palpalis* renfermant des *T. congolense* nombreux, en culture de 24 heures.

Résultat négatif. Les animaux sont suivis pendant trois mois.

Expérience II. — Le 12 juillet, inoculation à un cobaye du contenu intestinal de 4 *G. palpalis* renfermant de nombreux *T. gambiense* en culture de 48 heures.

Résultat négatif. L'animal est suivi pendant trois mois.

Expérience III. — Le 11 mai, inoculation à un rat blanc de 2 cc. du contenu intestinal, dilué dans l'eau physiologique, d'une *G. palpalis* renfermant des *T. congolense innombrables* (infection naturelle totale). Le rat est suivi pendant six mois. Il meurt le 6 octobre sans avoir présenté de parasites.

Expérience IV. — Le 24 décembre, inoculation à un singe, *Papio leucophæus* F. Cuvier, de 4 cc. du contenu intestinal dilué dans l'eau physiologique d'une *G. palpalis* infectée naturellement à *T. congolense* (*Tr. innombrables*).

Résultat négatif. Le singe meurt du tétanos un mois plus tard¹.

Nous n'avons pas eu plus de succès en inoculant les cultures intestinales de 5 *Stegomyia* et de 7 *Mansonia* infectées au laboratoire, de *T. gambiense* et *T. congolense*. L'inoculation à un rat et à un cobaye est restée négative.

A ces expériences d'inoculation on peut joindre à titre complémentaire toutes les expériences négatives de transmission par les glossines, de 24 à 48 heures, qui sont énumérées plus loin pour *T. gambiense* et *T. congolense*.

Le tube digestif de toutes les mouches qui ont pris part aux expériences, dans ces limites de temps, renfermait une culture plus ou moins active des parasites. Si donc ceux-ci avaient conservé leur virulence, et s'ils étaient régurgités au moment des piqûres, nous aurions dû avoir au moins plusieurs résultats positifs.

Avec les mouches spontanément infectées de *T. congolense*, prises dans la nature, nous n'avons obtenu de même aucun résultat.

Expérience V. — Du 12 septembre au 20 février, un total de 620 Glossines, capturées dans les gîtes, se sont nourries sur un cobaye sain. Ces mouches ont été reconnues infectées de *T. congolense* (infection naturelle intestinale) dans la proportion de 44,66 0/0. Le cobaye ne s'est pas infecté.

Ces expériences nous amènent à conclure que les formes de culture intestinales des trypanosomes pathogènes, même dans les cas d'infection naturelle, malgré le nombre parfois prodigieux des parasites, ne sont pas susceptibles de transmettre l'infection aux mammifères sensibles. Tout se passe comme si le séjour des parasites dans le tube digestif des mouches leur faisait perdre toute virulence.

1. Cette dernière expérience ne doit pas entrer en ligne de compte en raison de l'immunité naturelle des Cynocephales.

11. — Transmission mécanique par le sang virulent contenu dans la trompe

En portant les Glossines, sans intervalle, d'un animal infecté à un animal sain, on obtient assez aisément l'infection de ce dernier, si l'on opère avec des animaux vraiment sensibles. Il est hors de doute que ce mode de transmission joue un rôle fort important dans la nature : lorsque les mouches qui ont commencé à se gorger sur un individu malade, sont interrompues dans leur repas, elles vont le poursuivre immédiatement sur un autre et sont, dès lors, capables d'inoculer à celui-ci les parasites, qui, comme nous l'avons vu, se maintiennent couramment dans la trompe avec le sang fraîchement absorbé, pendant une dizaine de minutes, parfois bien davantage.

Dans nos expériences, nous n'avons enregistré de résultats positifs qu'avec *T. Brucei*. Ce fait s'explique par la sensibilité relativement assez faible des animaux, pour les autres virus, et nous ne pensons pas que, pratiquement, il y ait lieu de tenir compte de ces différences de résultats suivant les virus. En particulier, pour le *T. gambiense*, nous sommes convaincu que, si au lieu des singes et des rats les expériences pouvaient porter sur l'homme qui représente certainement l'hôte de choix pour ce virus, les résultats seraient tout différents.

Transmission directe par piqûres consécutives sans intervalle

Trypanosoma Gambiense

Expérience I. — Le 20 septembre 1907, 7 *Glossina palpalis* sont portées alternativement sur un cobaye infecté et sur un cobaye sain.

Résultat négatif.

Expérience II. — Le 25 septembre, 15 *Gl. palpalis* sont nourries sur un rat infecté ; puis immédiatement après, sur un rat sain, à la place du rat infecté.

Résultat négatif.

Expérience III. — Le 15 février, 5 *Gl. palpalis* piquent alternativement un cobaye infecté et un *Cercopithecus ruber* neuf.

Résultat négatif.

Trypanosoma congolense

Le 6 juillet, 3 souris blanches sont piquées de nombreuses fois, chacune par 4 Glossines qu'on porte alternativement et immédiatement, d'une souris infectée à tr. nombreux, à la souris saine. Douze souris servent à l'expérience.

Aucune des Glossines ne s'infecte.

Trypanosoma Pecaui

Le 30 décembre, 1 *G. palpalis* nourrie sur une souris infectée est portée aussitôt après sur une souris saine. Elle enfonce sa trompe avidement, de nombreuses fois, mais on ne la laisse pas se nourrir.

Le 31, une autre *G. palpalis* ayant commencé à sucer la souris infectée, est portée immédiatement après sur la souris saine, qu'elle pique également plusieurs fois sans se nourrir.

Résultat : un mois après la souris n'est pas encore infectée.

Trypanosoma Brucei

1 *Gl. palpalis* pique au ventre une souris, immédiatement après avoir piqué un chat nagané, le 1^{er} février 1908. Les trypanosomes apparaissent dans le sang de la souris le 4 février.

1 *Gl. palpalis* pique le 27 décembre 1907 à l'oreille, un chien, aussitôt après avoir commencé à se nourrir sur un cobaye nagané.

Les trypanosomes apparaissent dans le sang du chien le 8 janvier.

En présence des résultats si faciles obtenus avec le *T. Brucei*, nous sommes persuadé que les échecs, avec les autres virus, tiennent à la sensibilité imparfaite de nos animaux d'expériences.

Le Dr BOUFFARD n'a pas obtenu d'infection, à Bamako, avec *T. Pecaui* en portant 5 glossines, alternativement, d'un cobaye trypanosomé à un cobaye sain (renseignements inédits). DUTTON, TODD et HANINGTON n'ont eu dans les mêmes conditions avec le *gambiense* qu'un seul résultat positif sur plusieurs centaines de mouches. Antérieurement, MINCHIN, GRAY et TULLOCH avaient dû renoncer au *T. gambiense* pour de telles expériences, mais ils avaient aisément réussi au contraire, en faisant usage d'un virus du bétail dont l'identification n'est pas précisée, à infecter des animaux par des piqûres consécutives.

Dans leurs expériences, ces derniers auteurs ont constaté que la trompe des mouches se lave du sang virulent qu'elle renferme, au cours d'une première piqûre sur un animal sain, et qu'un second animal piqué immédiatement après le premier n'est plus contaminé.

Dans ce rôle de vecteurs mécaniques qui ne suppose, comme on le voit, aucune évolution des parasites chez la mouche, il est difficile de parler d'une action spécifique de certaines glossines déterminées, dans la transmission particulière de certains virus. Toutes les espèces pourront se comporter de la même manière. Ainsi, nous

avons transmis l'agent du Nagana avec la *palpalis* ; PH. ROSS (1908) a fait de même pour le *gambiense* avec *G. fusca*. Ce mode de transmission ne peut donc expliquer la localisation endémique des virus, pas plus qu'il ne permet de concevoir que les glossines jouent un rôle plus nettement défini que les autres Diptères piqueurs dans leur inoculation.

En fait, ED. et ET. SERGENT (1906) ont montré que le Nagana pouvait être transmis par des piqûres consécutives d'un animal infecté à un sain par des Tabanides ; MINCHIN, la même année, a réalisé dans de semblables conditions la transmission par des Stomoxes d'une trypanosomiase du bétail ; BOUFFARD (1907) celle de *T. Casalbouri* par les mêmes insectes ; FÜLLEBORN et M. MAYER (1908) celle du *T. gambiense* par des *Stegomyia*.

Dans un but comparatif nous avons également institué quelques expériences, avec les moustiques des genres *Stegomyia* et *Mansonia*, et avec des Stomoxes. Les résultats, ici encore, constamment nuls avec le *gambiense*, ont été très faciles avec *T. Brucei*.

Expériences comparatives de transmission directe par des agents autres que les Glossines

Trypanosoma gambiense

Moustiques

Le 10 mars, 1 *Stegomyia fasciata* née au laboratoire est portée à plusieurs reprises, alternativement sur un rat *gambiense* (tr. = nombreux) et sur un jeune rat sain.

Résultat négatif.

Le 14 mars, 6 *St. fasciata* sont portées alternativement sur un rat infecté et sur un rat blanc sain, à plusieurs reprises différentes pour chacune.

Résultat négatif.

Le 18 mars, 6 *St. fasciata* sont portées alternativement sur un rat infecté et sur un rat sain. Elles se gorgent à moitié sur le rat infecté, puis achèvent leur repas sur le rat sain.

Résultat négatif.

Le 20 septembre, 5 *St. fasciata*, sont portées alternativement d'un rat infecté à un singe sain (*Cercopithecus cephus*). On les fait piquer un très grand nombre de fois.

Résultat négatif.

Stomoxes

Le 9 janvier, 6 *Stomoxys bilineata* sont portés sur un singe sain (*Cercopithecus cephus* L.), aussitôt après avoir sucé du sang de rat infecté. L'intervalle *n'est même pas d'une minute*. Les mouches piquent le singe en suçant la goutte de sang.

Résultat négatif.

Trypanosoma Brucei

Moustiques

Expérience I. — Le 25 janvier 1908, deux *Mansonia* sont portées à plusieurs reprises et consécutivement, d'un chat nagané à une souris blanche neuve.

La souris ne s'infecte pas.

Expérience II. — Le 28 janvier, trois *Mansonia* piquent à maintes reprises et consécutivement un chat nagané et un cobaye sain.

Le cobaye ne s'infecte pas.

Expérience III. — Le 13 janvier, huit *Mansonia* piquent à maintes reprises et successivement le chat nagané et un *Cercopithecus ruber*.

Le singe ne s'infecte pas.

Expérience IV. — Le 13 janvier, deux petits chats, l'un infecté à la suite des piqûres de Stomoxes, l'autre sain, sont placés dans une même cage avec une cinquantaine de *Mansonia*. On remplace tous les jours les Moustiques morts, par de nouveaux, de façon à ce que les chats soient piqués tous les jours.

Le 25 le chat sain présente dans le sang de très nombreux trypanosomes. L'incubation a duré douze jours exactement.

Stomoxes

Expérience V. — 3 Stomoxes (1 *St. calcitrans* L. 2 *St. glauca* Grûnb.) piquent, le 28 décembre 1907, aussitôt après avoir sucé une goutte de sang prélevée sur un cobaye nagané, un jeune chat sain. L'intervalle entre les deux prises de sang varie de 12 minutes à 4 minute et demie.

Les trypanosomes apparaissent dans le sang du chat le 9 janvier (incubation de 12 jours comme dans l'expérience précédente).

Le 29 décembre, la même expérience est réalisée avec 3 *St. glauca* sur un cobaye, après un intervalle de 10 minutes à un quart d'heure après la prise de sang virulent. Résultat négatif.

On voit par ces expériences que les Moustiques et les Stomoxes peuvent jouer un rôle très analogue à celui des glossines, dans la transmission directe. Il semble cependant que les résultats soient plus faciles avec les glossines, si l'on compare les expériences *I*, *II*, et *III*, faites avec les moustiques et *T. Brucei*, aux expériences de même nature faites avec *Gl. palpalis*. C'est à une pareille conclusion que sont arrivés MINCHIN, GRAY et TULLOCH, qui, avec les Stomoxes, n'ont obtenu qu'un résultat positif sur quatre, au lieu de quatre sur cinq avec les glossines.

Nous ne pensons pas cependant que l'action plus certaine des glossines comme vecteurs directs, puisse suffire à expliquer le rôle de choix joué par ces mouches dans l'étiologie des trypanosomiasés, et nous sommes loin de croire avec MINCHIN, que l'inoculation immédiate des trypanosomes, par piqûres consécutives du sujet infecté au sujet sain, constitue le mode essentiel, normal, de transmission de ces parasites et la seule condition de leur maintien dans les zones à glossines.

Les expériences de BRUCE et des auteurs divers dont nous exposerons plus loin les résultats, montrent en effet, d'une manière indiscutable, que les glossines peuvent conserver leur pouvoir infectant, 12, 24, 48 heures et même davantage : cela suffit

pour démontrer l'existence d'un mode indirect et très spécial de transmission, dont nous devons chercher l'explication dans les phénomènes d'évolution si particuliers dont la trompe de ces mouches est le siège.

III. Transmission par les Trypanosomes fixés de la trompe

D'après ce que nous avons dit de l'intensité de l'infection dont la trompe peut être le siège, il semble que les piqûres des glossines chez lesquelles a pu se constituer un développement parasitaire quelque peu abondant, seront à coup sûr infectantes pour le mammifère sensible ; que, par suite, un très petit nombre de mouches seulement devront être utilisées pour réaliser une transmission au laboratoire, après un intervalle de quelques heures.

Hâtons-nous de dire qu'il n'en est rien, et qu'il est même excessivement difficile d'infecter un animal sain, en le faisant piquer par des glossines chez lesquelles on pourra constater, ultérieurement, la présence d'une quantité de parasites fixés dans la trompe.

Bien plus, l'expérience cruciale, à cet égard, qui consiste à inoculer à un mammifère sensible les pièces vulnérantes d'une glossine infectée, a échoué dans tous les cas où nous l'avons tentée, d'une façon complète.

On pourra juger de la constance de ces insuccès par l'exposé suivant du détail de nos expériences.

Expériences de transmission après un intervalle de plusieurs heures

I. *Trypanosoma gambiense*

Intervalle de 24 heures et plus, entre les piqûres

Expérience I. — 25 *G. palpalis* piquent, le 7 décembre 1906, *Makoko*, malade trypanosomé (tr. = non rares dans le sang). Le 9 décembre (48 heures) on les porte sur un cobaye sain. Résultat négatif.

Expérience II. — 15 *G. palpalis*, piquent le 25 février 1907, *Nombo*, malade trypanosomé (tr. = nombreux dans le sang). Le 26 et le 27, on les porte sur un cobaye sain (24 et 48 h.). Résultat négatif.

Expérience III. — 20 *G. palpalis*, piquent le 27 avril, *Kangou*, malade trypanosomé (tr. = non rares dans le sang). Le 29 (40 heures) on les porte sur cobaye sain. Résultat négatif.

Expérience IV. — 10 *G. palpalis* piquent le 13 juillet, *X.....*, noir trypanosomé (tr. = non rares dans le sang). Le 15 (48 heures) elles sont portées sur un *Cercopithecus Brazzæ* A. M. Edw.

7 *G. palpalis* piquent, le 17 juillet, le même sujet (tr. = 0). Le 18 elles sont portées sur le singe. Résultat négatif.

Expérience V. — 10 *G. palpalis* sont nourries le 9 juillet sur un rat infecté (tr. = nombreux). Elles sont portées sur un *Cercopithecus patas*, Schreb., dans les conditions suivantes :

Le 10 juillet (24 h.).

Le 11 juillet (48 h.).

Le 12 juillet (72 h.).

Le 13 juillet (96 h.).

Résultat négatif.

Expérience VI. — 15 *G. palpalis* sont nourries le 22 septembre sur cobaye infecté (tr. = très nombreux). Après 24 heures au moins, elles sont portées sur un cobaye sain, dans les conditions suivantes :

Le 23 (24 h.) 5 Gl. piquent le cobaye sain.

Le 24 (48 h.) 8 Gl. piquent le cobaye sain.

Le 25 (72 h.) 9 Gl. piquent le cobaye sain.

Résultat négatif.

Expérience VII. — 15 *Gl. palpalis* sont nourries le 1^{er} octobre sur rat infecté (tr. = assez nombreux). Il en reste 7 le 2 octobre qui sont portées sur un *Cercopithecus cephus* L. (24 h.).

Résultat négatif.

Expérience VIII. — 15 *Gl. palpalis* sont nourries le 1^{er} novembre sur un cobaye infecté (tr. = nombreux).

Le 3 novembre (48 h.) elles sont portées sur un cobaye sain.

Le 4 novembre (72 h.) elles sont portées sur un cobaye sain.

Le 6 novembre (96 h.) elles sont portées sur un cobaye sain.

Résultat négatif (40 piqûres au moins).

Or, après 96 heures, une des mouches a présenté des trypanosomes dans la trompe.

Expérience IX. — 30 *Gl. palpalis* sont nourries le 14 novembre sur un cobaye infecté. On les porte le 16 sur un *Cercopithecus ascanias*, Aud., puis alternativement toutes les 24 heures sur le cobaye infecté et sur le singe neuf, jusqu'au 19. Elles ne font qu'enfoncer leur trompe sans qu'on les laisse se gorger sur le singe.

Résultat : le 28 novembre brusquement le singe présente, au matin, des troubles de l'équilibre, de la prostration, puis de la paralysie des membres, de l'incontinence, et meurt à midi. Pas de trypanosomes à l'examen du sang et du liquide céphalo-rachidien, Lymphocytose.

Expérience X. — 20 *Gl. palpalis* sont nourries du 23 novembre au 30 novembre sur un cobaye infecté. Le 2 décembre, huit de ces mouches sont nourries sur un singe : *Cercopithecus agilis*, A. M. Edw. Après l'expérience quatre d'entre elles présentent l'infection de la trompe.

Le 3 décembre, les 112 mouches restantes sont nourries sur le singe. Examinées le 5, deux d'entre elles présentent également l'infection.

Résultat négatif.

Expérience XI. — 3 Gl. femelles, pendant *un mois*, du 10 novembre au 10 décembre, sont nourries alternativement sur cobaye infecté et sur singe sain (*Cercopithecus cephus* L.) après un intervalle de 48 à 72 heures.

Résultat négatif.

Au total, sur 184 mouches utilisées, dont 7 au moins reconnues infectées, un résultat douteux (exp. IX).

II. *Trypanosoma congolense* (vel dimorphon)

Intervalle de 24 heures et plus entre les piqûres

Expérience I. — 20 Glossines sont nourries le 22 juillet sur cobaye à trypanosomes nombreux. Elles sont portées ensuite les 23 (24 h.), 24 (48 h.) et 25 (72 h.) sur un cobaye sain.

Résultat négatif.

Expérience II. — 14 Gl. *palpalis* sont nourries le 8 novembre sur un cobaye infecté à tr. très nombreux.

Le 10, ces 14 mouches se gorgent sur un cobaye sain. Or, examinées le 12, l'une d'entre elles présente encore des trypanosomes assez nombreux dans la trompe, le quatrième jour.

Le 21 on recommence l'expérience : 15 Gl. sont nourries sur cobaye infecté ; le 22 (24 h.) et le 23 (48 h.) ces mouches se gorgent à plusieurs reprises sur le cobaye sain précédent. Après l'expérience, les mouches sont examinées. L'une présente encore, 75 heures après le repas infectant et malgré deux repas sur l'animal sain, des trypanosomes assez nombreux et vivaces.

Résultat : le cobaye, malgré les piqûres de 2 mouches qui ont présenté des trypanosomes dans la trompe, ne s'infecte pas.

Il est suivi jusqu'au 15 mars 1908.

Expérience III. — 16 Glossines sont nourries le 3 janvier sur cabri infecté. Elles sont ensuite portées les 5, 6, 7, 8 janvier sur un jeune cabri sain.

Le 8, les 7 glossines restantes sont examinées. Une d'elles, présente des trypanosomes dans la trompe, encore vivaces quoique peu nombreux. La mouche a sucé le cabri sain au moins une fois.

Résultat : le cabri suivi jusqu'au 15 mars ne s'infecte pas.

Au total, sur 65 mouches dont 3 au moins reconnues infectées, aucun résultat.

III. *Trypanosoma Pecaui*

Expérience I. — Quatre Gl. *palpalis*, sont nourries le 30 décembre sur souris infectée depuis au moins 24 heures. Elles sont portées sur un cobaye sain, dans les conditions suivantes :

Une glossine (n° 1), nourrie sur la souris le 8 janvier, se gorge à fond sur le cobaye le 9 après 24 heures, et le 11 après 36 heures.

Une glossine (n° 2), nourrie sur la souris le 10, se gorge sur le cobaye le 11, après 24 heures.

Une glossine (n° 3), nourrie sur la souris le 11, se gorge sur le cobaye le 12, après 24 heures, et le 13 après 48 heures.

Une glossine (n° 4) nourrie sur la souris le 15, pique le cobaye le 17 après 48 heures, sans se nourrir.

Résultat : le 27 janvier, des trypanosomes apparaissent dans le sang du cobaye. Examinée, une des glossines (n° 3) a présenté des trypanosomes dans la trompe.

Expérience II. — 7 *Gl. palpalis* sont gorgées le 30 janvier sur souris infectée, le 1^{er} février sur rat neuf.

Résultat négatif.

Au total sur 11 glossines dont *une* reconnue infectée, *un résultat positif*.

IV. Trypanosoma Brucei

I. Intervalle de 8 heures entre les piqûres

Expérience I. — 40 *Gl. palpalis* sont nourries du 6 au 16 février sur un chat nagané et 8 heures après sur un jeune chat sain.

L'expérience est réalisée tous les deux jours et donne une moyenne de 150 piqûres après 8 heures d'intervalle.

Résultat négatif.

II. Intervalle de 6 à 24 heures entre les piqûres

Expérience II. — 40 *Gl. palpalis* piquent à intervalles de 6 à 24 heures, du 24 février au 4^{er} mars (6 jours) un cobaye nagané et un jeune chat sain.

Avec une moyenne de 150 piqûres infectantes, résultat négatif. Le chat sain était piqué tous les jours, soit 6 heures après que les mouches s'étaient à demi gorgées sur l'animal infecté, soit 24 heures après.

Expérience III. — 35 glossines piquent *toutes les 24 heures*, alternativement, un chat nagané, et un chat sain, du 5 février au 16 février.

Résultat : le chat sain supporte près de 200 piqûres sans s'infecter.

Expérience IV. — 5 *Gl. palpalis* sont nourries le 1^{er} octobre sur cobaye infecté à trypanosomes nombreux.

Le 3 octobre les 5 mouches sucent encore une fois le cobaye infecté.

Le 4 octobre, 3 d'entre elles piquent une souris neuve. Examinées aussitôt après la piqure, une des 3 mouches présente dans la trompe des trypanosomes nombreux s'agitant dans le sang fraîchement absorbé qui remplit encore la trompe.

Résultat : La souris ne s'infecte pas.

Intervalle de 24 à 48 heures entre les piqûres

Expérience V. — 30 *Gl. palpalis* sont nourries le 13 janvier sur chien infecté. Elles se gorgent le 15 (48 h.) sur un chat sain.

Le 16 le nombre des mouches est porté à 40.

Elles sont nourries tous les jours, alternativement, un jour sur le chien infecté, le lendemain sur le chat sain, du 16 au 25 janvier. A cette date il en reste 14. Examinées, deux d'entre elles présentent des trypanosomes dans la trompe.

Du 25 au 30 janvier, 15 mouches nouvelles sont gorgées, alternativement, sur le chien infecté et le chat sain dans les mêmes conditions, après le même intervalle de 24 heures.

Du 31 janvier au 5 février, 45 mouches sont utilisées de la même manière. Le 6 février, 2 présentent encore l'infection de la trompe, sur les 17 restantes.

A cette date du 5 février, 150 mouches environ ont été utilisées pour l'expérience. L'animal sain a supporté plus de 300 piqûres, dont 4 au moins de mouches infectées.

Résultat : le chat ne s'infecte pas.

Expérience VI. — 14 Gl. palpalis sont gorgées le 11 novembre sur cobaye infecté. Le 13 (après 48 h.) ces mouches sont nourries sur une souris blanche saine; aussitôt après elles sont examinées. L'une d'entre elles présente encore des trypanosomes assez nombreux dans la trompe s'agitant au milieu du sang frais qu'elle vient d'absorber.

Résultat : la souris ne s'infecte pas.

Expérience VII. — 14 Gl. palpalis sont gorgées le 12 octobre sur cobaye infecté. Le 14 octobre elles sont portées sur un jeune chien qu'elles piquent de nombreuses fois. Une d'entre elles, examinée, est trouvée avec des trypanosomes très nombreux dans la trompe.

Le 9 novembre ce chien est piqué à nouveau par 17 glossines nourries sur l'animal infecté depuis 48 heures.

Le 19 novembre le chien est encore piqué par 10 mouches infectées depuis 56 heures.

Le 22 novembre le chien est piqué par 15 glossines infectées depuis 24 et 48 heures.

Résultat : le chien ne s'infecte pas¹.

Au total sur 290 mouches, qui ont réitéré leurs piqûres un très grand nombre de fois, et dont 7 au moins ont été reconnues infectées, aucun résultat.

Expériences d'inoculation de trompes infectées

I. Infection expérimentale

Trypanosoma gambiense

Le 10 octobre une trompe infectée depuis 48 heures est inoculée sous la peau d'un *Cercopithecus agilis*, A. M. Edw.

Résultat négatif.

Le 1^{er} novembre, une trompe infectée depuis 48 heures (trypanosomes = très nombreux) est inoculée sous la peau du même singe.

Résultat négatif.

Le 6 novembre, inoculation d'une trompe (au 5^e jour) sous la peau du ventre d'un *Cercopithecus cephus*, L.

Résultat négatif.

Le 24 novembre, le même singe est inoculé dans le péritoine avec le résidu de broyage dans l'eau physiologique d'une trompe infectée depuis 48 heures environ.

Résultat négatif.

Le 30 novembre, le même *Cercopithecus cephus*, L., est inoculé à deux reprises, avec le liquide de broyage, dans l'eau physiologique, de la trompe de deux mouches infectées depuis une heure et présentant des paquets de trypanosomes.

Résultat négatif.

¹ Tous les animaux utilisés dans ces expériences ont été reconnus ultérieurement très sensibles au *T. Brucei*. Inoculés avec de faibles doses du virus pris dans le sang, ils ont rapidement succombé à l'infection. Le chien de la dernière expérience s'est infecté plus tard, à la suite de la piqûre d'une seule glossine qui venait de se gorger immédiatement avant sur un animal nagané.

Trypanosoma Brucei

Le 13 octobre 1907, une trompe de Glossine infectée depuis 24 heures (Tr. = assez nombreux) est inoculée sous la peau d'une souris.

Résultat négatif.

Le 24 janvier 1908, une trompe de Glossine infectée depuis 48 heures (Tr. = très nombreux) est inoculée, sous la peau du ventre, à une souris blanche.

Résultat négatif.

Le 8 février, inoculation d'une souris, sous la peau du dos, avec une trompe dissociée renfermant de nombreux trypanosomes bien vivants de 24 à 48 heures.

Résultat négatif.

Le 9 février, inoculation d'une souris avec une trompe dissociée renfermant des trypanosomes de plus de 48 heures, en mauvais état, la plupart morts.

Résultat négatif.

II. Infection naturelle*Trypanosoma congolense* (vel *dimorphon*)

Le 11 mai, inoculation à une souris des trypanosomes de la trompe d'une glossine spontanément infectée de *Trypanosoma congolense*.

Résultat négatif.

Le 24 décembre, inoculation à un *Papio leucophæus*, F. Cuv., des trypanosomes excessivement nombreux de la trompe d'une Glossine infectée naturellement.

Résultat négatif.

Le caractère presque entièrement négatif de ces expériences dans lesquelles les plus grands soins ont été apportés pour faciliter aux mouches l'accès de l'animal sensible, ne laisse pas que d'être assez déconcertant.

Avec *T. Gambiense*, près de 200 Glossines ont été utilisées dans nos différentes expériences, pour établir la transmission du virus après un intervalle de plus d'une heure. Afin de multiplier les chances de succès, et pour compenser le nombre relativement faible des Glossines employées, beaucoup d'entre elles ont été soumises à des repas infectants multiples et à des piqûres répétées sur l'animal sain. Six d'entre elles au moins, après plusieurs repas sur l'animal sain, ont encore été reconnues infectées, ce qui prouve nettement que les animaux d'expérience ont été en contact *plusieurs fois* avec les parasites à l'état latent dans la trompe. Or, un seul animal a succombé, peu de temps après les piqûres, avec des symptômes nets de trypanosomiase. C'est le *Cerco-pithèque* de l'expérience IX.

Douze jours après le début de l'expérience, les mouches n'ayant fait qu'enfoncer leur trompe sous la peau, sans qu'on les laisse se gorger, le singe a présenté brusquement des troubles de l'équilibre, de la prostration, de la paralysie, de l'incontinence. Il est mort en moins de 6 heures, sans avoir présenté de parasites à l'examen du sang ni du liquide céphalo-rachidien. Toutefois des lymphocytes ont été rencontrés dans ce dernier liquide. L'inoculation de 3 cc. de sang citraté à un rat blanc est restée négative.

Les symptômes pathologiques constatés ont été absolument semblables à ceux qui avaient été relevés quelque temps auparavant sur un Cercopithèque de la même espèce, inoculé avec du sang virulent de rat au *T. Gambiense*. Ce singe est mort également quelques heures après l'apparition brusque de ces troubles morbides, en présentant de rares parasites dans son sang.

Il n'est pas douteux pour nous que le singe de notre expérience *IX* n'ait succombé à la trypanosomiase transmise par les piqûres des Glossines. Malheureusement, les parasites sont demeurés trop rares dans la circulation pour qu'on puisse les apercevoir et pour infecter un rat, qui, ainsi que nous l'avons constaté par la suite, n'était sensible qu'à une dose élevée de virus. En l'absence donc du seul critérium scientifique absolu qui puisse définir la réalité de la transmission, nous ne pouvons tenir compte de cette expérience qui aurait fourni à elle seule la démonstration cherchée. Dans tous les autres cas, les singes, les rats, ou les cobayes utilisés n'ont jamais présenté aucun phénomène pathologique après leurs nombreuses piqûres, pas plus que de parasites dans leur sang.

Avec *T. congolense* (vel. *T. dimorphon*) virus type de la colonie, provenant d'animaux spontanément infectés, nous n'avons pas obtenu davantage d'infection. 65 Glossines ont été utilisées dans nos différentes expériences (voir p. 607) mais beaucoup ont multiplié leurs piqûres, ce qui élève bien davantage le chiffre absolu des mouches dont il y aurait lieu de tenir compte. Or, trois d'entre elles au moins ont été reconnues porteuses de parasites dans la trompe, à leurs différents stades d'évolution y compris celui des formes trypanosomes normales, après avoir piqué à différentes reprises les animaux sains. Les résultats ont été constamment négatifs. En opérant, au contraire, avec un virus originaire de la côte occidentale d'Afrique, et somme toute, voisin du précédent (*T. Pecaui*, Lav.), nous avons obtenu une transmission positive avec 4 mouches seulement, dont une a présenté des parasites dans la trompe (voir p. 607). C'est la seule de nos expériences sur laquelle nous soyons en droit de tabler d'une façon formelle, pour justifier le pouvoir infectant des Glossines après un intervalle de plusieurs heures. A l'époque où cette expérience fut réalisée, nous croyions fermement, avec la majorité des auteurs, que les trypanosomes après s'être multipliés dans le tube intestinal des Glossines, finissaient par remonter dans la cavité de la trompe, soit par régurgitation passive, soit par chimiotactisme, et nous avions attribué une origine intestinale aux flagellés rencontrés dans le liquide salivaire de cette Glossine¹. A la suite de nos recherches ultérieures sur cette question, nous devons actuellement reconnaître que ces parasites avaient évolué sur place, et qu'ils n'avaient aucune relation avec les formes de culture de l'intestin qui, d'ailleurs, n'existaient plus au moment où l'examen de la mouche a été fait. Comme, dans la seconde expérience qui fut réalisée ultérieurement sans succès, avec ce même virus, nous n'avons plus rencontré l'infection de la trompe alors que celle du tube digestif des mouches utilisées a été

1. Cette expérience a été publiée en 1907 sous le titre : Transmission du *T. dimorphon*, par *G. palpalis*. A cette époque, nous avons cru avoir affaire à un mélange de deux virus, dont l'un était attribué au *dimorphon*. Ultérieurement, nous avons pu identifier plus rigoureusement notre virus à l'Institut Pasteur : il s'agissait typiquement de *T. Pecaui*, Lav.

constatée d'une façon absolument constante, nous pouvons fermement en conclure que cette première expérience comporte, à elle seule, dans des conditions satisfaisantes, la solution expérimentale cherchée de la proposition suivante : *Les trypanosomes pathogènes qui évoluent dans la cavité de la trompe des Glossines sont capables de déterminer une infection, après un intervalle de plusieurs jours.* Dans le cas particulier le délai de la transmission remontait à 48 heures.

L'insuccès constant des expériences faites avec le Nagana du Zouloulouland (*T. Brucei* de l'Institut Pasteur) est plus remarquable encore, en raison de la sensibilité extrême pour ce virus, qu'offraient les animaux dont nous nous sommes servi.

Dans les expériences précédentes, en effet, on pouvait objecter, surtout pour ce qui concerne *T. congolense*, que les principales espèces utilisées (rats, cobayes) sont relativement peu sensibles, même au virus pris dans le sang. Bien souvent, dans le cours de nos investigations sur les Trypanosomiasés animales du Congo (MARTIN, LEBŒUF et ROUBAUD, 1908), nous nous sommes heurté à l'impossibilité absolue d'infecter les animaux de laboratoire avec des doses massives de *congolense* type, prélevé sur des chiens ou des bœufs de la colonie. Le *gambiense*, par inoculation directe du culot de centrifugation du sang ou du liquide cérébro-spinal de malades, n'a infecté les rats ou les cobayes qu'à des doses également très fortes. On peut donc comprendre, dans une certaine mesure, que les mêmes animaux restent parfaitement insensibles aux piqûres mêmes répétées des glossines infectées, qui ne peuvent déposer dans le sang, à chaque piqûre, qu'un petit nombre de parasites. L'expérience montre d'ailleurs (p. 601-2), qu'on n'obtient pas de meilleurs résultats, avec ces deux virus, par des piqûres consécutives immédiates dans lesquelles peuvent être inoculés des parasites semblables à ceux du sang du mammifère, qui n'ont pas encore subi de modifications chez la mouche et sont demeurés inaltérés dans la lumière de la trompe.

Avec *T. Brucei* ces objections ne subsistent plus. L'infection par piqûres consécutives immédiates, se montre extrêmement facile (p. 602). Elle réussit d'ailleurs, comme on l'a vu, presque de la même manière avec des Moustiques et des Stomoxes. Au contraire, après un intervalle variant de 6 à 56 heures après le repas infectant, nous n'avons obtenu absolument aucun résultat positif, sur des animaux très sensibles, qui, ultérieurement, ont contracté l'infection d'une façon normale par inoculation de doses très faibles de sang virulent. Plus de 300 mouches ont été utilisées dans ces expériences, la plupart soumises à des réinfections multiples ; les animaux sont demeurés indemnes. Or, 7 d'entre elles au moins, qui ont présenté l'infection de la trompe, ont certainement piqué chacune au moins une fois, dans cet état, l'animal sain au cours des expériences.

Comparaison avec les résultats obtenus par les différents auteurs. — Si l'on compare ces résultats divers à ceux qui ont été obtenus par les auteurs qui se sont occupés de la question, on peut en déduire quelques conclusions intéressantes.

Tout d'abord, en ce qui concerne *T. Brucei*, il y a divergence complète avec les résultats de BRUCE (1897) au Zouloulouland. Dans son beau travail inaugural sur la transmission du Nagana par *Glossina morsitans*, l'auteur anglais a obtenu l'infection de ses animaux avec un nombre de mouches relativement très faible, et MINCHIN (1908) a d'ailleurs attiré l'attention sur ce point. C'est ainsi que dans l'expérience 232, par

exemple, 12 mouches ont suffi pour transmettre l'infection après un intervalle de 24 heures ; 38 jours après le début des piqûres, les parasites ont apparu dans le sang des animaux. Après un intervalle de 48 heures (exp. 317), 70 mouches ont été utilisées : l'infection a été obtenue après 31 jours. Une telle différence avec nos résultats personnels est d'un intérêt considérable, car elle autorise à penser que, malgré l'évolution indiscutable que le parasite du Nagana peut accomplir dans la trompe de *Glossina palpalis*, cette espèce n'est pas capable de convoyer cette trypanosomiase, dans les conditions nécessaires à son maintien endémique. Nous reviendrons d'ailleurs un peu plus loin, en détail, sur cette importante question.

Les expériences du même auteur, entreprises en collaboration avec NABARRO et GREIG (1903) pour démontrer le rôle de la *palpalis* comme agent de transmission du trypanosome humain, se sont heurtées au contraire à des difficultés beaucoup plus grandes qui prouvent que le *T. gambiense* est beaucoup moins aisément transmissible que le *T. Brucei*. Dans ces expériences, un minimum de 255 mouches a été nécessaire (exp. 97) pour arriver à un résultat positif chez le singe ; dans chacune des expériences 114, 115 et 99, de ces auteurs, plus de 500 glossines ont dû être utilisées pour obtenir une transmission après 8 ou 24 heures.

Mais ces expériences, ainsi que l'a fait observer BRUMPT (1905), ne sont pas à l'abri de la critique. Il n'a été nullement démontré que le parasite transmis se rapportait réellement au *T. gambiense*, ni surtout que les mouches aient été puiser leurs parasites directement sur les sujets infectés (hommes) qui avaient fourni le point de départ des expériences. Etant donnée la grande rareté des parasites dans le sang des malades, en général, il est beaucoup plus probable qu'il s'agissait d'une infection déjà contractée par les mouches dans la nature, condition sur laquelle nous reviendrons dans un instant ; dans leurs expériences 94, 130 et 131, les auteurs ont en effet montré que les *Gl. palpalis* capturées à l'état sauvage dans le même lieu que celles qui avaient servi à la transmission du *gambiense*, étaient spontanément infectées et pouvaient transmettre une trypanosomiase aux animaux, sans avoir été nourries, au préalable, sur un sujet infecté au laboratoire.

Les expériences de GREIG et GRAY (1905), qui sont relatives à la transmission de deux virus voisins du *T. dimorphon*, montrent que *plusieurs centaines de glossines*, nourries quelques heures avant sur des animaux fortement infectés, sont nécessaires pour obtenir un *unique* résultat de transmission dans l'intervalle de 48 heures ; leurs expériences ont été prolongées souvent pendant plusieurs mois. Antérieurement DUTTON et TODD (1903) en Gambie, n'étaient pas parvenus à établir la preuve expérimentale de la transmission du *gambiense* et *dimorphon* par la *palpalis*, malgré un nombre relativement considérable de glossines.

Plus récemment (1907), ces deux auteurs, en collaboration avec HANINGTON, au Congo belge, ont repris et étendu leurs recherches ; et leurs résultats, aussi bien pour *T. gambiense* que pour *T. dimorphon*, confirment pleinement cette notion que la transmission de ces virus par la *Gl. palpalis* au laboratoire, simplement après un intervalle de quelques heures, *est pour ainsi dire exceptionnelle*.

L'objection qu'on pouvait faire aux expériences de BRUCE, NABARRO et GREIG et, dans une certaine mesure aussi, à celles de GREIG et GRAY, ne subsiste plus ici d'une

manière aussi pressante ; il ressort, en effet, de l'exposé même de ces recherches que, dans les différentes localités où les auteurs ont dirigé leurs investigations, l'infection naturelle des glossines peut être considérée comme hors de cause : sur un total de 6.724 *Gl. palpalis*, prises dans la nature et nourries sur des animaux sains, *un seul* résultat positif de transmission, rapporté à *T. gambiense*, a été obtenu dans le district de Kasongo ; le nombre des glossines utilisées dans cette unique expérience, couronnée de succès, atteint 2.659. Les recherches faites à Léopoldville, qui, dans le même ordre d'idées, ont porté sur 1.009 glossines, n'ont pu mettre en évidence le pouvoir infectant à l'état naturel des mouches capturées à l'état libre dans cette localité. Elles confirment pleinement à cet égard, d'ailleurs, nos propres recherches de Brazzaville (voir page 600).

Or, dans ces conditions, les expériences faites par DUTTON, TODD et HANINGTON, en portant les glossines, avec un intervalle variant de 3 à 24 heures, de l'animal infecté à l'animal sain, n'ont donné de résultats positifs que *deux* fois, l'une avec *T. dimorphon*? (510 mouches), l'autre avec *T. gambiense* (590 mouches). Un grand nombre d'expériences sont demeurées absolument négatives, même avec un nombre de glossines plus considérable encore, allant de 600 à 900, même dans un cas jusqu'à plus de 1.700 mouches, pour un intervalle de 12 à 15 heures.

Ces expériences donnent, à notre avis, d'une façon exacte, une idée des difficultés expérimentales qu'on doit rencontrer *normalement* pour arriver à établir d'une façon certaine la transmission des virus, *après intervalle*, par la *palpalis* dans les conditions du laboratoire. Il faut considérer comme dû à un heureux hasard, le succès qui pour *T. Pecaudi*, avec un très petit nombre de glossines, a couronné nos propres recherches (1907). Il en est de même pour celles de BOUET (1907, *a* et *b*). Cet auteur est parvenu à réaliser, dans des conditions extrêmement faciles, la transmission par *Gl. palpalis* de *T. dimorphon* et de *T. Cazalboui*. Nous aurons l'occasion de revenir sur ces très intéressantes expériences.

La conclusion qui s'impose alors sera pour nous la suivante : *La transmission à l'hôte vertébré des parasites fixés dans la trompe des glossines, dans le cas des infections expérimentales, est possible mais exceptionnelle.*

Il va sans dire qu'il est difficile d'escompter des résultats meilleurs, par l'inoculation directe des trompes reconnues infectées aux animaux sensibles. Plusieurs causes d'échec viennent ici s'opposer à la réussite de cette catégorie d'expériences qui, en soi, paraît très simple. C'est d'abord l'extrême ténuité de la trompe qui, souvent, lorsqu'on l'inocule s'arrête le long des parois de la pipette ou de la seringue et ne pénètre pas dans l'animal. C'est ensuite, si l'on veut dissocier l'organe au préalable et inoculer les parasites en suspension dans l'eau physiologique, leur adhérence immédiate aux parois des instruments, en vertu de cette propriété de fixation si curieuse, que nous leur avons signalée. On ne peut donc espérer injecter, par ce procédé, qu'une quantité relativement très faible de trypanosomes, plus ou moins altérés par les manipulations qu'on a dû leur faire subir et qui sont dans des conditions mauvaises pour triompher du pouvoir phagocytaire des leucocytes.

En fait, toutes les expériences d'inoculation de trompes infectées faites avec trois

de nos virus, en particulier avec *T. Brucei*, et dont le détail est exposé page 233 sont demeurées entièrement négatives.

Transmission par les mouches naturellement infectées. - Comparons maintenant les résultats presque toujours négatifs de ces expériences de transmission réalisées entièrement par les moyens du laboratoire, avec ceux qu'on obtient lorsque les glossines sont prises naturellement infectées, à l'état libre, dans une zone où sévit à l'état endémique une trypanosomiose, et qu'on met à piquer ces mouches directement après leur capture, sur des animaux sains.

A Brazzaville, comme on l'a vu (page 600), les expériences réalisées dans ce but sont demeurées entièrement négatives pour un total de 620 glossines. Celles, déjà citées, qui ont été faites par DUTTON, TODD et HANINGTON, à Léopoldville, sur un nombre de mouches plus considérable, confirment à cet égard d'une façon très nette nos conclusions, à savoir que, dans ce point des rives du Congo, les glossines, qui présentent pourtant une infection intestinale fréquente à *T. congolense* (voir page 530), ne sont pas normalement capables de transmettre cette trypanosomiose dans les conditions naturelles.

Il n'en est plus ainsi lorsqu'on opère dans une localité où la trypanosomiose sévit d'une façon sévère. Déjà BRUCE (1897), au Zouloulund, avait pu infecter des animaux avec un nombre de glossines relativement faible : un cheval, avec 129 mouches, et un chien avec 98 mouches prises dans une zone où la maladie régnait à l'état endémique (Exp. 225 et 236). Il semble ici, cependant, que le nombre des *morsitans* utilisé ait été plus considérable que celui qui était nécessaire pour réaliser une transmission avec des glossines infectées au laboratoire, comme dans les expériences 291, 232 et 317 du même auteur. En réalité, si l'on reprend le détail de ces dernières expériences, on voit qu'il n'y a là qu'une apparence. Les 9 ou 12 mouches en usage dans les deux premières expériences ont été reportées un grand nombre de fois alternativement sur l'animal sain et sur l'animal infecté, ce qui multiplie beaucoup, en fait, le nombre des piqûres dont il y a lieu de tenir compte ; dans ces conditions, il apparaît bien que la transmission par des mouches prises dans la nature a été sensiblement aussi facile que celle dont les différentes phases ont été entièrement réalisées au laboratoire.

Dans les expériences de même nature qui ont été effectuées par la première Commission d'étude de la Maladie du sommeil dans l'Ouganda (BRUCE, NABARRO et GREIG, 1903), on voit que les auteurs ont obtenu des résultats de transmission avec une quantité de glossines sensiblement la même, soit qu'ils aient porté directement les mouches, prises dans la nature, sur l'animal sain, soit qu'ils les aient alimentées au préalable, sur des individus infectés de trypanosomiose. Dans le premier cas même, les résultats ont été obtenus plus rapidement, au bout d'un temps variant de 14 à 29 jours, alors qu'après infection (?) des mouches au laboratoire, il a fallu compter de 48 à 70 jours pour voir apparaître les parasites dans le sang des animaux piqués.

Ce fait peut être interprété de deux manières : ou bien la transmission est réellement plus facile à réaliser lorsque les mouches se sont directement contaminées dans la nature que lorsqu'elles s'infectent au laboratoire ; ou bien, ce qui est plus probable, il s'agissait, dans les deux cas, de glossines qui avaient contracté leur pouvoir infectant dans la nature, mais celles qui avaient été mises à piquer sur l'homme,

au préalable, loin de contracter une infection effective à *T. gambiense*, s'étaient débarrassés, pour la plupart, dans le sang des individus piqués, des parasites que renfermait antérieurement leur trompe. Quoi qu'il en soit, nous donnons ici, en partie d'après MINCHIN, un tableau comparatif de ces importantes expériences, afin de permettre une comparaison plus facile de ces résultats :

Nature des expériences	Chiffre des expériences	Nombre de mouches nourries sur l'animal sain	Infection produite après
I. Mouches nourries sur des malades de 8 à 48 heures auparavant	114	530	65 jours
	115	509	65 —
	99	508	70 —
	97	255	48 —
	116	267	65 —
II. Mouches naturellement infectées	94	225	14 —
	130	1.034	29 —
	131	757	23 —

MINCHIN, GRAY et TULLOCH ont obtenu des résultats relativement moins faciles aux environs d'Entebbe (1906). Avec un total de 5.282 mouches fraîchement capturées, cinq animaux seulement ont pu être infectés. Il se pourrait, comme le fait observer MINCHIN (1908), que cette différence puisse être attribuée aux mesures prophylactiques prises dans l'Ouganda contre la maladie du sommeil et qui n'existaient pas encore, à l'époque où BRUCE, NABARRO et GREIG firent les premières expériences.

CAZALBOU (1906) a pu réaliser, avec un nombre de mouches excessivement faible capturées sur les rives du Bani et spontanément infectées, la transmission d'un virus qu'il a rapporté à *T. gambiense*. Bien que cette détermination soit au moins douteuse, ces expériences sont cependant intéressantes, car elles montrent combien, dans certains cas, le pouvoir infectant des glossines prises dans la nature peut être intense, en comparaison de celui qu'on constate au laboratoire. *Sept Glossina palpalis* ayant été mises à piquer sur *sept* chiens en ont infectés *deux*. Un chat piqué par une glossine, à jeun depuis trois jours et demi, s'est infecté. Aucun autre expérimentateur n'est arrivé à des résultats aussi faciles, en dehors des cas de transmission directe.

Il est possible que le succès qui a couronné, d'une façon si remarquable, les trois expériences de BOUET (1907-*a* et *b*), au Dahomey et à la Côte d'Ivoire, soit dû, au moins dans l'un des cas, à l'infection naturelle des glossines dont il s'est servi. Cet auteur a réalisé, notamment, l'infection d'un chien au *T. dimorphon* (1907-*a*) avec une seule glossine, nourrie 24 heures auparavant sur l'animal infecté. Or, 72 heures après la première piqure, il a retrouvé, après broyage du corps de la mouche dans la solution physiologique, une abondance considérable de trypanosomes allongés et mobiles.

Nous avons pu faire l'étude de ces organismes, sur des préparations que l'auteur

lui-même a eu l'obligeance de nous confier : il s'agissait là, typiquement, des formes de multiplication intestinale d'un trypanosome sans flagelle libre identiques à celles que nous avons toujours observées, au Congo, dans les cas d'infection naturelle, à *T. congolense* vel *dimorphon* (fig. 122). Ces formes longues ne sont obtenues que d'une façon pour ainsi dire exceptionnelle, au laboratoire ; le grand nombre des recherches que nous avons faites sur ce sujet nous autorise à l'affirmer. D'autre part une multiplication aussi intense, chez une mouche à jeun et morte, démontre que les parasites avaient trouvé dans la glossine un terrain remarquablement favorable à leur développement dans des conditions dont nous n'avons jamais eu d'exemple chez les mouches infectées artificiellement. Nous concluons formellement ici à un cas d'infection

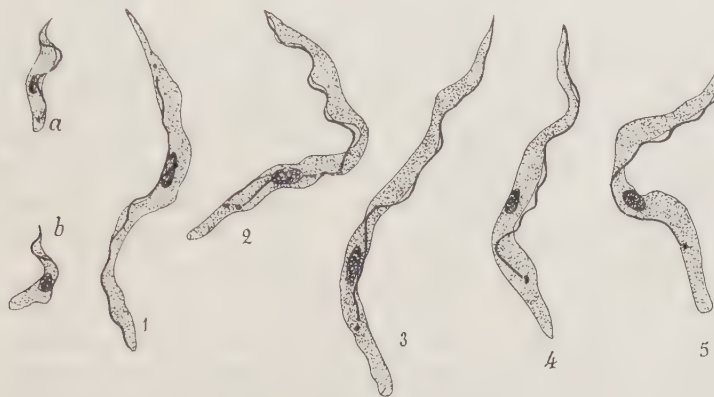


Fig. 122. — Formes de multiplication intestinale du *T. dimorphon* $\times 1600$. Parasites rencontrés en très grande abondance par BOUET dans le liquide de broyage du corps d'une glossine ayant transmis le *Tr. dimorphon* à un chien, 24 heures après le repas infectant. La mouche a été examinée 72 heures après ce repas.

a, b, formes normales du sang ; 1-5, formes rencontrées chez la glossine.

D'après une des préparations du Dr BOUET.

naturelle probablement totale du tube digestif. Il devient alors difficile d'attribuer le résultat positif de la transmission aux trypanosomes qui ont pu secondairement infecter cette glossine pendant son repas sur l'animal infecté, au laboratoire.

L'expérience de P. Ross (1907), sur *Glossina pallidipes*, est tout à fait suggestive. En faisant piquer 85 glossines prises dans la nature, sur un singe neuf, il a constaté la présence de trypanosomes dans le sang de cet animal 60 jours plus tard ; au contraire, deux lots de glossines, l'un de 296 mouches, l'autre de 203, nourries 24 heures auparavant sur un singe infecté à *T. gambiense*, n'ont transmis aucune infection à l'animal sain. Cette expérience a été conçue d'une façon qui déjoue toute critique ; les mouches qui devaient servir à la transmission expérimentale du *gambiense* avaient été nourries 4 jours auparavant, au laboratoire, sur un animal neuf, puis fractionnées en deux lots dont l'un servait de témoin. Le singe témoin qui servait à la nourriture de ce dernier lot, ne s'est pas non plus infecté.

Pour terminer, nous citerons les expériences de BOUFFARD en Afrique occidentale

française (1908), : n'ayant pu réaliser la transmission de la *Baléri* (trypanosomiase à *T. Pecaui*) par *Glossina palpalis*, au laboratoire, il y est parvenu très facilement en faisant voyager des chiens sur des rivières infestées par cette mouche dans des régions où la trypanosomiase sévissait. Les animaux, piqués par des glossines contaminées dans la nature, ont contracté très rapidement une infection sévère, à marche très rapide. Il a de même réussi à contaminer une génisse, en la conduisant, pendant quelques jours, au bord d'un fleuve dans une contrée où la *Souma* est endémique. L'animal fut piqué par 70 mouches et présenta du *T. Cazalbouvi* peu de temps après¹. D'autres expériences, faites entièrement au laboratoire par le même auteur, n'ont pas eu de succès.

La conclusion manifeste de toutes ces données expérimentales est désormais la suivante : *Le pouvoir infectant des glossines qui se sont contaminées normalement dans la nature, est notoirement supérieur à celui qu'on peut déterminer artificiellement chez ces mouches, au laboratoire.* Déjà MINCHIN (1908) avait eu son attention attirée d'une façon très nette sur ce fait. Il semble, dit-il, beaucoup plus dangereux d'être piqué par une glossine libre, dans une localité à maladie du sommeil, que par les mouches qui sont artificiellement infectées dans le laboratoire (*loc. cit.*, p. 207). C'est là l'expression très exacte des résultats de l'expérience.

Cette notion est importante : elle vient faire échec à toutes les données morphologiques que nous avons établies touchant l'évolution particulière, sur place, des trypanosomes dans la trompe. Elle fait douter de leur intérêt au point de vue réel : il convient de s'y arrêter plus longuement et de l'interpréter dans ses détails.

Nous ferons remarquer, tout d'abord, que, quel que rare et, pour ainsi dire, exceptionnel qu'ait été le fait en lui-même, nous possédons cependant une preuve qui nous permet d'affirmer, d'une manière positive, que les parasites évoluant par infection expérimentale dans le milieu salivaire des glossines sont bien capables d'être transmis à l'hôte vertébré.

Cette preuve, ainsi que nous l'avons déjà signalé, est celle de l'expérience I (p. 607), touchant la transmission du *T. Pecaui* au cobaye. Il ne s'agit certainement pas, ici, d'un cas d'infection naturelle des mouches dont nous nous sommes servi. Ce virus, que nous avons pris, tout d'abord, à l'époque où l'expérience a été réalisée, pour un mélange accidentel de *T. dimorphon* et d'un autre trypanosome indéterminé, a été identifié depuis, avec certitude. Il s'agit de *T. Pecaui* typique, provenant de la Côte occidentale d'Afrique. Or, ce virus n'existe pas dans la région de Brazzaville. On ne le rencontre que dans les hautes régions de la colonie, dans le bassin du Tchad (Dr RUELLE) et KÉRANDEL (1908) a signalé son existence la plus méridionale dans la moyenne vallée de l'Ouhame.

Dans ces conditions, il ne me semble pas qu'il puisse y avoir quelque doute relativement à l'authenticité de l'infection expérimentale de nos glossines. On ne saurait

1. De l'avis même de l'auteur, cette expérience est en réalité critiquable, parce que la génisse a pu être piquée, en cours de route, par d'autres insectes (Stomoxes) provenant des troupeaux voisins.

non plus douter, d'après ce que nous avons dit, que ce soient les formes contenues dans la trompe qui aient pu propager l'infection. La transmission des trypanosomes, après 24 ou 48 heures, par des mouches infectées au laboratoire, n'est pas contestable, à la suite de toutes les expériences que nous avons mentionnées, et cette propriété toute spéciale ne peut s'expliquer que par le séjour et l'évolution *sur place* des flagellés dans la salive. Comment se fait-il, dès lors, que la transmission de l'infection soit beaucoup plus difficile, au laboratoire, que lorsque les mouches se sont contaminées directement dans la nature ? Nous allons essayer d'en donner l'explication.

Réaction de l'état physiologique des mouches sur la virulence des parasites. — Nous avons suffisamment insisté, dans les chapitres morphologiques de ce travail, sur les différences de forme considérables qui affectent certainement le même virus (*T. Congolense*, vel. *dimorphon*) suivant qu'on l'observe chez les glossines spontanément infectées, ou chez celles qui l'ont été par les procédés artificiels du laboratoire. Les formes sont évidemment comparables, du même type, mais elles présentent des différences de taille très frappantes ; de plus, l'intensité de l'infection varie dans le même ordre ; elle est toujours beaucoup plus grande chez les mouches capturées dans la nature. Ces faits démontrent, d'une manière incontestable, que les parasites sont *génés* dans leur évolution chez les mouches captives et que l'état physiologique, certainement anormal, de celles-ci, retentit directement sur celui des trypanosomes. Il est désormais logique de penser que les troubles physiologiques de ces flagellés, qui se traduisent extérieurement par des variations morphologiques s'accompagneront aussi de modifications dans leur virulence.

On sait combien est délicate cette propriété des trypanosomes, de quels facteurs multiples elle peut dépendre, et LAVERAN et MESNIL, dès le début de leurs belles recherches sur ces parasites, ont insisté notamment sur l'importance que doit occuper la *généalogie* dans l'étude des propriétés pathologiques de ces êtres ¹.

Leur virulence peut varier à la suite de simples passages par des organismes différents. On conçoit que cette propriété puisse se manifester dans le sens négatif, d'une manière beaucoup plus nette encore, par un passage anormal chez des glossines. Nous savons déjà que les trypanosomes qui se multiplient d'une façon si intense dans le tube digestif des glossines, après quarante-huit heures, sont totalement incapables de transmettre une infection lorsqu'on les inocule aux animaux sensibles. Leur virulence a donc été considérablement modifiée, en un temps très court (un heure et demie pour *T. Brucei* chez *Gl. morsitans*, d'après BRUCE), bien qu'ils aient subi des transformations morphologiques relativement moins intenses que celles qui se produisent pour les formes fixées.

Dans notre expérience positive de transmission du *T. Pecaudi*, l'animal n'a contracté qu'une infection légère. Les parasites ont été vus pendant quatre jours, assez rares, puis ils ont complètement disparu et le cobaye a guéri spontanément. C'est donc bien là une infection abortive, suffisante pour démontrer que les parasites qui évoluent, *sur place*, dans la trompe, sont bien capables de transmettre la maladie,

1. Il est remarquable, en particulier, que dans les cultures sur gélose-sang, la virulence des trypanosomes pathogènes s'affaiblit ou même disparaît complètement. Ainsi *T. Evansi*, v. LAVERAN et MESNIL, p. 241.

mais qui démontre aussi que leur virulence s'est atténuée à la suite de cette évolution.

Il est alors tout à fait probable que, dans la série ultérieure de nos expériences de transmission, comme aussi dans celle des différents auteurs qui ont eu comme nous des résultats négatifs, des infections très légères ont pu souvent se produire, dont on n'a pas été averti par l'examen même journalier du sang des animaux parce que les parasites sont toujours demeurés très rares. Il nous paraît donc que les expériences de transmission, au laboratoire, tout au moins avec *Glossina palpalis*, seront en général très difficiles à réaliser parce que les mouches ne sont plus dans leurs conditions normales, et que cet état influe manifestement sur la virulence des parasites qui évoluent dans leur trompe. C'est un aspect particulier de la question, si générale en biologie, des réactions de l'hôte sur le parasite. Le milieu extérieur retentit, ici, indirectement sur les parasites par ses influences directes sur les mouches.

Nous nous sommes efforcé, dans la première partie de ce travail, de faire ressortir la sensibilité très grande de la *Glossina palpalis* à des variations légères de son milieu. Il est manifeste qu'en captivité, quelles que soient les précautions prises pour se rapprocher des conditions de la nature, l'état physiologique d'une mouche aussi sensible va se trouver différent de l'état normal. Un fait le prouve, d'ailleurs, d'une façon très claire : Dans les deux ou trois premiers jours qui suivent leur capture, les glossines peuvent se gorger facilement une fois par jour ; alors qu'ultérieurement elles ne cherchent plus à le faire que toutes les 48 ou 72 heures, à la température du laboratoire. Il est donc survenu un changement notable dans leur équilibre biologique. On conçoit, dès lors, que les sécrétions digestives et salivaires de l'insecte vont se trouver modifiées en conséquence, et que le milieu où va s'accomplir l'évolution des trypanosomes ne sera plus ce qu'il doit être, dans les conditions naturelles.

Si le phénomène initial de fixation des parasites dans la trompe relève déjà, par lui-même, comme nous l'avons montré, de propriétés très délicates et souvent fugaces du suc salivaire, on comprend que l'achèvement normal de l'évolution et le maintien de la virulence initiale des trypanosomes, puissent se trouver également affectés par une modification, même très légère, dans la constitution de ce liquide. La transmission, à l'hôte mammifère, des trypanosomes pathogènes qui ont accompli leur cycle évolutif chez les tsé-tsés, au lieu d'être un phénomène relativement simple, presque mécanique, apparaît ainsi comme le résultat d'influences très complexes, d'une précision et d'une délicatesse extrêmes, ce qui serait certes suffisant pour laisser prévoir le rôle spécifique des glossines, à l'exclusion des autres mouches piqueuses, dans la conservation endémique des trypanosomiasés d'Afrique.

On peut opposer à ces considérations, qui paraîtront sans doute un peu spéculatives, la série des expériences fondamentales qui ont été réalisées par Bruce pour la transmission du Nagana par *Glossina morsitans*. Le succès qui a couronné ces belles recherches, avec une facilité relative, semble montrer, à l'encontre de ce que nous venons de dire, que l'évolution des parasites chez les mouches captives, s'est produite, ici, d'une façon sensiblement normale.

Nous mettrons de côté, pour répondre à cette objection, l'hypothèse que peut-être, ici encore, les mouches ne s'étaient pas contaminées directement au laboratoire, mais, bien, dans la nature. Il ne semble pas que cette idée soit valable, étant donnée la correc-

tion même de ces expériences. Il fallait en effet un nombre de mouches certainement plus considérable pour réaliser une transmission avec des glossines fraîchement capturées dans une localité infectée, que lorsqu'il était fait usage de mouches, gorgées au préalable, dans le laboratoire, sur des animaux naganés.

A notre avis, il faut ici tenir compte, pour expliquer le fait, de la nature spécifique des glossines utilisées. *Glossina morsitans* est une glossine des steppes. Elle vit dans des conditions de milieu très différentes de celles auxquelles est étroitement assujettie la *palpalis* ; en particulier, ses besoins d'humidité paraissent très différents et très variables, puisque, tantôt on l'observe au bord immédiat des cours d'eau, tantôt à une distance assez grande de ceux-ci. C'est assez dire, que, déjà sous le rapport des conditions d'humidité, on pourra, dans les élevages en captivité de ces glossines, se rapprocher beaucoup plus facilement d'un milieu d'habitat qui leur convienne. De même, les conditions de température, pour une espèce qui peut vivre à découvert, dans les broussailles ou les clairières, n'entreront plus également en ligne de compte d'une manière aussi rigoureuse que pour *G. palpalis*. La *morsitans* est une espèce certainement beaucoup moins sensible que cette dernière à des variations légères dans son milieu : elle devra donc s'accommoder plus facilement des conditions de la captivité. On conçoit, dès lors, que l'évolution des trypanosomes dans la trompe de cette mouche, au laboratoire, puisse être moins gênée que chez la *palpalis*, et s'accomplir dans des conditions plus voisines de celles de la nature. Les mêmes remarques s'appliquent pour *G. pallidipes*, si, d'après AUSTEN, les glossines utilisées par BRUCE dans ses expériences, se rapportent à cette espèce.

Cette question des réactions propres des glossines sur la virulence des trypanosomes qui évoluent dans leur liquide salivaire, nous paraît porter en elle-même la clef du problème, si important, de la localisation géographique des trypanosomiasés africaines, sur lequel nous allons revenir, à nouveau, dans quelques instants.

Pouvoir infectant temporaire des glossines. — Les limites que nous avons assignées à la durée de survie des trypanosomes contenus dans la trompe, dépassent, en général, notablement celles que les auteurs ont attribuées au pouvoir infectant des glossines.

Les expériences de BRUCE montrent qu'après 48 heures les piqûres de *Glossina morsitans* n'infectent plus les animaux ; celles de DUTTON, TODD et HANINGTON sont toutes négatives, au delà de 24 heures, pour *T. gambiense* et *T. dimorphon*. P. ROSS avec des mouches spontanément infectées, n'obtient plus de transmission au bout de quatre jours.

Or, nous avons vu que *T. Brucei* survit certainement plus de 48 heures, quoique beaucoup moins longtemps que les autres virus, en particulier le *congolense* et le *gambiense* qui dépassent facilement une durée de quatre à cinq jours. Ici encore, on peut comprendre qu'il y a eu disparition de la virulence des parasites, bien avant la fin de leur séjour possible dans le liquide salivaire. De la sorte, la présence des stades fixés dans la lumière de la trompe même en nombre encore assez considérable, n'implique pas que la glossine soit encore infectieuse : c'est un complément de ce que nous avons déjà exposé plus haut.

Au surplus, il est probable que, dans la nature, la durée du pouvoir infectant des trompes contaminées sera toujours plus grande que celle qu'on peut constater par

les expériences de laboratoire. CAZALBOU a, en effet, obtenu une infection chez un chat, avec une glossine infectée dans la nature et conservée à jeun depuis trois jours et demi. Ainsi semblerait se confirmer cette idée, que les expériences d'infection et de transmission effectuées entièrement dans les conditions artificielles de la captivité, ne représentent que d'une façon lointaine ce qui peut se passer dans la nature.

Pouvoir infectant durable des glossines dans la nature. Infections totales. — On peut donc, logiquement, concevoir que le pouvoir pathogène des glossines, dans la nature, puisse être plus actif que lorsque les mouches se sont infectées directement au laboratoire. Mais, il faut le dire, nous n'avons ici envisagé que l'un des aspects de cette question si complexe.

Certes, il est incontestable que l'évolution *sur place* et *temporaire* des trypanosomes dans la trompe des glossines permet à ces mouches de conserver leur pouvoir infectant pendant 24 ou 48 heures. Expérimentalement, ce mode de transmission, *après intervalle*, paraît avoir une importance bien moindre que le processus simple de contamination par des piqûres directes, qui fournit beaucoup plus aisément des résultats positifs ; mais, nous l'avons vu, il serait dangereux de conclure à une identité complète des résultats obtenus au laboratoire avec ce qui se passe effectivement dans la nature. Cette question supporte, d'ailleurs, un nouveau point de discussion, d'une importance considérable : n'y a-t-il, dans la nature, que ce seul mode de transmission à distance, très limité dans le temps, des trypanosomes pathogènes par les glossines ? Nous sommes ainsi ramenés à l'interprétation expérimentale de ces processus d'infection totale, dont nous avons eu des exemples si nets pour *T. congolense*, et qui nous paraissent être, par opposition aux précédents, des processus durables.

Les expériences de MINCHIN, GRAY et TULLOCH, de KOCH relatives à l'inoculation des trypanosomes sauvages des glossines à des animaux sensibles sont toutes demeurées négatives. Cet insuccès peut trouver son explication, en partie, dans ce fait que, dans certains cas, les auteurs ont eu affaire à des parasites propres des mouches. Mais BOUET (1907 a) inoculant à un rat blanc 1 cc. de liquide physiologique renfermant de très nombreux trypanosomes intestinaux que nous rapportons avec certitude à un cas d'infection naturelle (*T. dimorphon* figuré page 241), n'obtient de même aucun résultat. Or, la glossine, 24 heures avant, avait piqué un chien qui s'infecte.

Avec *T. congolense*, nos expériences, nous l'avons vu, n'ont pas eu plus de succès malgré le nombre immense des parasites (exp. III et IV, page 600). L'inoculation des flagellés de la trompe est également demeurée négative (page 234). Il est donc actuellement difficile de conclure ; on peut dire simplement que la virulence des parasites, dans les infections naturelles, ne paraît pas plus grande par inoculations artificielles que celle des trypanosomes d'infection expérimentale.

Cependant, il nous paraît difficile de ne pas tenir compte de ce mode d'évolution naturel étant donnée l'ampleur tout à fait remarquable du développement des parasites. Nous répéterons encore, à ce sujet, que, dans la nature, nous n'avons pas constaté d'autre mode d'infection de la trompe que celui qui répond au type des infections totales ; ceci, il est vrai, peut s'expliquer par ce fait que nos observations n'ont pas porté

directement dans les gîtes fréquentés par les animaux réservoirs de virus, qu'il faut un certain temps aux mouches pour parvenir jusqu'à Brazzaville, et que, pendant cet intervalle, les formes qui ont pu évoluer *sur place* ont eu le temps de disparaître. Ce serait là, d'ailleurs, en dehors des autres preuves que nous avons précédemment envisagées, la démonstration, jusqu'à un certain point, du caractère durable de ces infections naturelles, dont l'aboutissement, selon nous, est l'infection *totale* du tube digestif et de la trompe.

L'intérêt de ce processus évolutif, que jusqu'à présent personne n'a pu suivre dans son intégrité au laboratoire, mais dont les recherches de KOCH et de STUHLMANN ont amorcé la découverte, est accru d'une façon toute particulière par les expériences récentes de KLEINE (1909) dans l'Afrique orientale allemande.

L'auteur nourrit pendant trois jours un lot de *Glossina palpalis* sur des animaux infectés d'une trypanosomiase, qu'il rapporte au Nagana (?). Puis, ultérieurement, il les porte tous les jours, sans nouvelle infection, sur un animal sain, en changeant chaque jour d'animal. Jusqu'au dix-huitième jour, il ne constate aucune transmission ; mais à partir du dix-huitième jour jusqu'au cinquantième, les animaux piqués s'infectent à coup sûr et avec une durée d'incubation très courte (5 à 6 jours). Ces expériences, qui viennent d'être confirmées dans l'Ouganda par BRUCE¹ pour deux virus différents, *T. gambiense* et *T. dimorphon*, font connaître sous un jour tout à fait nouveau le rôle pathogène des glossines. Il ne s'agit plus, ici, d'une transmission après 12, 24, 48 heures ; le pouvoir infectieux est devenu durable ; il est de plus précédé d'une phase particulière d'inertie où l'action pathogène ne se manifeste pas encore. Nous ne pensons pas que le phénomène puisse s'expliquer autrement que par un processus d'infection totale, débutant dans l'intestin moyen ou postérieur par une multiplication active sous la forme trypanosome, qui progresse ensuite vers l'œsophage et le proventricule et finalement s'étend jusqu'à la trompe où les parasites se fixent et prennent leur forme d'attente.

Nous ne saurions voir avec KLEINE, dans cette transmission au delà de 18 jours, la démonstration de l'existence d'un cycle sexuel des trypanosomes chez les glossines ; mais il est bien évident que ces expériences donnent une valeur nouvelle à cette intéressante série de phénomènes évolutifs que nous avons distinguée sous le nom de processus d'infection totale. On comprend, dès lors, beaucoup mieux, il faut le dire, le rôle spécial joué par les glossines vis-à-vis des trypanosomes ; on conçoit comment avec des mouches capturées dans la nature, l'infection se montre beaucoup plus certaine qu'au laboratoire. Il s'agit là, d'une adaptation *durable* des trypanosomes, au milieu intestinal des glossines ; les flagellés sont capables de subsister longtemps dans les différentes régions du tube digestif, même en dehors de toute trace de sang, se comportant ainsi comme des parasites propres des mouches ; mais ils n'ont pas perdu leur virulence, et l'infection de la trompe, qui est ici un phénomène secondaire, sans doute entretenu par la multiplication intestinale, assure le développement et le maintien du pouvoir pathogène de la Glossine-hôte, pendant un temps peut-être considérable. Dans ces conditions, le rôle des mouches devient beaucoup plus nettement, celui d'un hôte intermédiaire.

1. Sleeping, Sickness, Bureau ; *Bulletin*, n° 6.

IV. Rôle des glossines dans l'étiologie des trypanosomiasés

Nous sommes amené, à la suite de cette étude, à concevoir trois modes d'action possibles des glossines dans la transmission des trypanosomes. Tout d'abord, une inoculation directe, immédiate, mécanique, du sang virulent d'un sujet malade à un sujet sain. En second lieu, une transmission après 12, 24, 48 heures, peut-être davantage, grâce à un phénomène particulier de fixation *sur place*, de multiplication et de conservation des trypanosomes dans la trompe. Enfin une transmission après plusieurs semaines d'incubation, qui correspond à une évolution durable des parasites chez les mouches.

Que faut-il penser de ces différents processus et quelle est leur valeur propre dans l'étiologie des trypanosomiasés qui sévissent dans les zones à tsé-tsé.

Transmission directe. — La transmission directe, qui ne confère aux glossines qu'un simple rôle de vecteurs mécaniques, est incontestable et peut toujours être suspectée. Cependant, les cas dans lesquels elle a quelque chance de pouvoir se produire sont relativement rares. En général, on l'a vu, les glossines, tout au moins la *palpalis*, ne passent pas aisément d'un hôte à l'autre et s'acharnent presque toujours à la même place, lorsqu'elles ont commencé à piquer : il y a relativement peu de chances pour qu'elles achèvent, sur un sujet sain, le repas qu'elles ont commencé immédiatement avant sur un sujet porteur de parasites. Il faut ajouter, de plus, que la piqûre n'est douloureuse en général que vers la fin de la prise de sang et, à ce moment où l'attention de la victime est éveillée, la mouche déjà le plus souvent gorgée de sang, s'apprête à fuir. En second lieu, la transmission directe exige la présence de trypanosomes, au moins assez nombreux, dans le sang au moment de la piqûre. C'est là une circonstance qui est loin d'être fréquemment réalisée dans la nature, chez les animaux qui servent de réservoir de virus. Chez l'homme, MARTIN et LEBŒUF (1908) la signalent dans 22 0/0 des cas environ.

Chez les animaux domestiques, la fréquence des parasites varie extrêmement, suivant les virus, suivant l'espèce animale, et la phase de la maladie. Le plus souvent, ils restent rares.

La transmission directe nous paraît, en définitive, à l'encontre des idées formulées, tout au moins pour le *T. gambiense*, par MINCHIN, n'occuper qu'une place tout à fait secondaire dans les conditions de propagation normales des virus par les glossines. Ce

processus n'est surtout intéressant à considérer, que lorsqu'il est réalisé par d'autres insectes piquants que les tsétsés, qui peuvent alors agir, lorsque les conditions leur sont favorables, comme des agents de dissémination *épidémique* des trypanosomiasés. C'est ainsi que BOUFFARD (1908-*b*) a très nettement mis en évidence le rôle des Stomoxes dans la dissémination de la *Souma*, trypanosomiasé à *T. Cazalboui*, dans un troupeau chez lequel l'affection a été introduite par les glossines. Il a vu la trypanosomiasé continuer à s'étendre dans le troupeau, même lorsqu'il est mis hors de l'atteinte de ces mouches, si les animaux contaminés sont laissés en rapport avec les autres. Ce sont les Stomoxes qui, vraisemblablement, doivent être incriminés dans cette extension épidémique du fléau : les expériences très concluantes du même auteur (1907) autorisent à l'affirmer. Or, les Stomoxes ne peuvent agir que comme vecteurs directs.

Le même phénomène doit pouvoir se produire, à des degrés divers, pour toutes les trypanosomiasés à glossines. A Brazzaville, le troupeau de bovidés du gouvernement est, depuis l'année 1907, soigneusement isolé de l'atteinte des glossines. Il est parqué en espace découvert, loin du fleuve, et le cours d'eau où les animaux vont boire est déboisé. Plusieurs bœufs adultes, de provenances diverses, vraisemblablement contaminés avant leur dépôt à Brazzaville, ont été reconnus porteurs de trypanosomes du type *congolense-dimorphon* (MARTIN, LEBŒUF et ROUBAUD, 1908). Or, depuis l'installation du troupeau sur les hauteurs, la maladie continue ses ravages sur les jeunes animaux. Des veaux sont morts de cette trypanosomiasé en 1908. Il est, pour nous, hors de doute que les Stomoxes, excessivement abondants dans le parc, n'aient été les vecteurs directs de l'affection. Les bêtes adultes, chez lesquelles la trypanosomiasé a présenté une allure chronique, n'ont pas été séparées des autres : elles ont servi de réservoirs de virus.

Pour la Maladie du sommeil, il doit fréquemment en être ainsi et nous avons personnellement la conviction, qu'au Congo français les moustiques du genre *Mansonia* ont été, plus particulièrement, les agents d'épidémies redoutables. Dans la région du Bas-Congo, dans celle de la vallée du Niari, sur la route des Caravanes de Loango, une enquête minutieuse nous a révélé l'existence d'une mortalité considérable due à la trypanosomiasé humaine, précisément dans les zones de marais découvertes où ces moustiques abondent alors que les glossines n'y sont pas plus répandues qu'ailleurs. Des villages entiers ont été détruits, qui étaient situés au bord de marigots où les glossines sont rares ; tandis qu'en d'autres localités, au contraire, même au bord des grandes rivières où les mouches sont beaucoup plus abondantes, les cas ne sont que sporadiques ; la maladie ne fait que des apparitions isolées.

A Hambourg, FÜLLEBORN et M. MAYER ont réussi à transmettre le *T. gambiense* à des singes, par piqûres directes, avec les *Stegomyia*. Cette expérience, jointe à celle que nous avons exposée page 604, nous permet de compter les moustiques au nombre des vecteurs épidémiques certains de la trypanosomiasé humaine.

Transmission indirecte. — Au point de vue pathologique, ces données sont manifestement d'une importance très grande. Cependant elles n'expliquent pas pourquoi les grandes trypanosomiasés africaines sont, pour la plupart, systématiquement cantonnées

dans les zones à glossines, ni, surtout, pourquoi certains virus paraissent spécifiquement en rapports avec certaines espèces déterminées de ces mouches.

L'évolution que l'on connaît dans la trompe, quel que soit le processus qui y conduise, et sa durée, répond nettement à la première question. Nous savons que ces phénomènes sont particuliers aux glossines ; qu'ils consistent essentiellement en une multiplication active des parasites et en leur conservation pendant un certain temps, à l'état vivant, soit sous la forme trypanosome, soit sous la forme *Leptomonas*. On comprend, dès lors, comment une glossine piquant un sujet chez lequel les parasites pourront être très rares, va présenter au bout de quelques heures une quantité considérable de trypanosomes qui seront inoculés à la première occasion, peut-être à différents individus. C'est ce mode *indirect* de transmission, qui correspond à un développement spécial des parasites dans la trompe, de deux types distincts, l'un fugace et immédiat, l'autre probablement tardif et durable, qui explique le mieux le rôle des glossines dans l'étiologie des trypanosomiasés ; ce rôle est nécessaire au maintien à l'état endémique de ces affections et pour des raisons assez complexes.

D'après ce que nous avons dit, dans la première partie de ce travail, du rayonnement spontané de la *Glossina palpalis* au moins à une certaine période de sa vie, de ses déplacements de gîtes en gîtes, on peut penser que les zones d'extension d'une trypanosomiasé donnée transmise par cette mouche, seront extrêmement mal définies. D'autre part, nous savons aussi que des trypanosomes originaires de certaines parties de l'Afrique où cette mouche n'a pas accès (*T. Brucei* du Zouloulând), évoluent dans sa trompe de la même manière que les virus normaux de sa zone d'habitat (*T. gambiense* et *Pecaudi*, etc.). Cette constatation semble devoir permettre, *a priori*, de conclure que les différents types de trypanosomes pathogènes peuvent être transmis par toutes les espèces de glossines. En d'autres termes, il ne paraît y avoir aucune spécificité dans la transmission, par ces mouches, de telle trypanosomiasé déterminée. Cependant une telle conclusion serait à notre avis complètement erronée.

Les nombreuses expériences que nous avons réalisées avec *T. Brucei*, nous permettent d'affirmer que, malgré l'évolution indiscutable qui se produit dans la trompe, le *Nagana* n'est pas transmissible par la *Glossina palpalis*. La comparaison qui peut être, ici, facilement établie entre nos expériences et celles de BRUCE, puisqu'il s'agit du virus type du Zouloulând, ne laisse aucun doute à cet égard et permet d'infirmer les conclusions contraires de GREIG et GRAY (1905) et celles plus récentes de KLEINE (1909) sur le même sujet. Ces auteurs ont rapporté à *T. Brucei* une trypanosomiasé animale dont ils ont pu réaliser expérimentalement la transmission par *G. palpalis*, après intervalle ; mais l'identification précise de leur virus, par comparaison avec celui du Zouloulând, n'a pas été faite.

Dans nos expériences, des glossines dont la trompe était bourrée de parasites fixés, n'ont pas infecté des souris malgré plusieurs piqûres ; l'inoculation des trompes est restée négative ; nous sommes donc amené à conclure, en vertu de ce que nous avons dit précédemment, que la fixation des parasites et leur séjour dans le liquide salivaire de *G. palpalis* leur ont fait perdre complètement toute virulence, vis-à-vis d'animaux d'une sensibilité exceptionnelle.

Voici donc un fait qui permet de poser très clairement la question : alors que 7.

Brucei conserve, pendant 48 heures, sa virulence chez *G. morsitans*, il la perd complètement chez *G. palpalis*. Il y a une adaptation très étroite des trypanosomes à une mouche déterminée, et nous arrivons ainsi, sans dépasser les données de l'expérience, à cette conclusion que le Nagana, type du Zouloulouland, doit être spécifiquement transmis par les glossines du type de *G. morsitans*.

On pourrait nous objecter que, dans la nature, la *palpalis* se comportera, sans doute, d'une autre manière; mais les données actuelles sur la répartition géographique du Nagana s'accordent entièrement avec cette conception. Bien des auteurs ont, il est vrai, signalé l'existence du *T. Brucei* dans plusieurs régions de l'Afrique où sévissent différentes espèces de glossines. Notamment KOCH, STUHLMANN, dans l'Afrique orientale allemande, KOCH, SCHILLING, etc., au Togoland. Mais ces virus ne sont pas identiquement comparables au virus type de Bruce¹ qui jusqu'à présent peut être considéré comme cantonné dans les zones à *morsitans*.

Une spécificité d'action non moins remarquable, peut être, inversement, constatée chez *G. palpalis*, mais, ici, les faits sont beaucoup moins complexes, car nous avons affaire à une espèce qui transmet plusieurs trypanosomes différents, dans des conditions très particulières.

Rôle spécial de la palpalis dans la transmission du trypanosome humain. — Bien que cette question soit très discutée, aucun fait précis ne montre l'existence de la Maladie du sommeil, à l'état véritablement endémique, en dehors des zones où fréquente la *palpalis*.

Les cartes dressées par les différentes missions, dans l'Ouganda, l'Afrique allemande, l'Etat indépendant du Congo, celle que nous avons établie au Congo en collaboration avec MM. G. MARTIN et LEBŒUF² montrent, incontestablement, que l'aire de dispersion endémique de la Maladie du sommeil coïncide avec celle de la mouche. Au Congo français, notamment, la trypanosomiase humaine s'arrête, avec la *palpalis*, au nord du 6^e parallèle; on ne la rencontre plus que par cas sporadiques le long de la route fluviale de ravitaillement du Tchad, où, sans doute, les caravanes et les équipes de payeurs venues du Haut-Gribingui et de l'Oubangui, abandonnent des malades et des morts dans les villages du bord de l'eau. Mais l'affection ne semble nullement s'étendre dans toute la région du Chari qui est infestée de *G. tachinoïdes* et *G. morsitans*. BAGSHAWE (1908-2) signale que, bien que des noirs originaires de l'Ouganda aient été travailler au chemin de fer, entre le lac Victoria et la côte, ils ne paraissent pas avoir introduit la trypanosomiase dans cette région de l'Est africain, où se rencontrent trois espèces de glossines (*G. fusca*, *pallidipes*, et *longipennis*) différentes de la *palpalis*. NEAVE (1908-a) observe sur une route fréquentée par les caravanes, entre deux points séparés par une distance de 150 à 200 milles où la maladie sévit endémiquement, l'existence d'une zone intermédiaire infestée de *G. morsitans*. Or, bien que les caravanes campent dans les villages et y soient piquées constamment par cette mouche, aucun n'est contaminé. PEARSON (1908), au Katanga, constate que,

1. Plusieurs faits s'indiquent en faveur de la non-identité du virus du Togo et du *T. Brucei* du Zouloulouland. L'un des plus probants est celui de l'inactivité des sérums protecteurs dans les expériences croisées, mis en évidence, récemment, par MESNIL et BRIMONT (1909, pp. 131, 139, 140).

2. Voir la carte publiée dans le Rapport général de la Mission.

dans une contrée à *morsitans*, on ne rencontre aucun cas de maladie du sommeil, en dehors des cases dont les habitants ont été en rapports, pendant ces dernières années, avec des zones infectées à *G. palpalis*. HODGES (1909), dans l'Ouganda, observe que l'infection sévit presque entièrement dans les zones à *G. palpalis* ; elle n'est pas endémique dans les régions infestées de *G. pallidipes* et *morsitans*. Toutes ces données affirment le rôle spécifique de la mouche opposée aux autres espèces et notamment à la *morsitans*.

Cette spécificité peut s'expliquer de deux manières. Tout d'abord, en vertu d'une adaptation très étroite du *T. gambiense* au milieu salivaire de *G. palpalis*, qui fait perdre leur virulence aux parasites lorsqu'ils évoluent chez une autre Glossine, comme ils semblent bien la perdre chez les *Glossina palpalis* soumises aux conditions anormales de la captivité. En second lieu, en vertu des relations toutes particulières qu'affecte cette mouche vis-à-vis de l'homme.

Nous avons montré, dans la Première Partie, comment, dans certains cas, la *palpalis* peut vivre aux degrés exclusifs de l'homme, se comportant alors comme un véritable parasite domestique entièrement comparable, à cet égard, et sous plus d'un rapport, aux Mélophages et aux Hippobosques vis-à-vis des moutons ou des chevaux. Il convient d'ajouter, d'autre part, que le *T. gambiense* paraît bien être un parasite humain exclusif ; il n'existe pas normalement, sans doute, d'autre réservoir de virus que l'homme, puisque, dans certains territoires où la maladie sévit d'une façon intense, il n'y a pas de gros gibier ni d'animaux domestiques (territoire Bakongo) et qu'inversement, dans des régions également très contaminées où ces derniers existent, ils pourront être indemnes alors que la mortalité, chez l'homme, sera considérable (Plaine du Niari).

Les conditions sont donc parfaitement remplies, à tous égards, pour favoriser l'action pathogène de l'insecte, qui peut être formellement conçue comme spécifique.

Rôle particulier de la palpalis dans la transmission des virus animaux. — Le rôle de la mouche vis-à-vis du parasite humain se comprend d'une manière relativement simple. Il n'en est plus ainsi lorsqu'il s'agit des différentes trypanosomiasés animales qui sont également transmises, d'une façon plus ou moins spécifique, par cette mouche, mais dans des conditions qui paraissent, à vrai dire, beaucoup plus difficiles à définir.

Les expériences de BOUET (1907) montrent que la *palpalis* transmet *T. dimorphon* et *Cazalbouï* après, au moins, un intervalle de 24 heures. Les nôtres établissent aussi, dans ces conditions, la transmission par la même espèce du *T. Pecaudi*. C'est vraisemblablement à l'un quelconque de ces trois virus, qu'il convient de rapporter les trypanosomes du bétail sur lesquels ont porté les expériences, couronnées de succès, de GREIG et GRAY, DUTTON, TODD et HANINGTON ; mais il est difficile de préciser rigoureusement l'identification de leurs virus. Si, avec LAVERAN (1908), on considère *T. congolense* comme d'un type spécifiquement distinct du *T. dimorphon*, cela porterait à quatre le nombre des virus animaux transmis par la mouche, car il est hors de doute, en raison de la coïncidence géographique et de l'évolution constatée morphologiquement, que la trypanosomiasé à *T. congolense* relève également de l'influence de la *palpalis*.

D'après ce que nous avons dit des déplacements faciles de cet insecte, en raison également des échanges de bestiaux entre indigènes, et des progrès de la civilisation, on pourrait croire que ces différents virus existent à l'état endémique d'une façon uniforme et très mêlée, dans toute l'étendue des territoires infestés par la mouche. Or il n'en est rien et si nous envisageons à ce sujet les données fournies par les études récentes de G. MARTIN et BOUET en Afrique occidentale, celles de KÉRANDEL (1908) et les nôtres en collaboration avec G. MARTIN et LEBŒUF (1908) au Congo Français, on voit que les zones d'endémicité de ces différentes trypanosomiasés restent au contraire assez nettement distinctes.

G. MARTIN signale qu'en Guinée Française, *T. Cazalboui* sévit surtout dans le voisinage du Niger alors que *T. dimorphon* est beaucoup plus uniformément répandu.

D'après BOUET, qui a observé en Côte d'Ivoire et au Dahomey, *T. dimorphon*, *T. Cazalboui* et *T. Pecaudi*, pour un même degré de latitude ce sont sensiblement les mêmes trypanosomiasés qui sévissent. En particulier le *T. dimorphon*, semble se cantonner partout au-dessous du 10^e degré de latitude, tandis que *T. Pecaudi* occupe une extension plus septentrionale dépassée encore par *T. Cazalboui*.

Au Congo, alors que *T. congolense* (vel *dimorphon*) est répandu dans la longueur des rives du Congo et de l'Oubangui, *T. Cazalboui* se trouve localisé dans les hautes régions du cours de ces fleuves, dans la Haute-Sangha et la moyenne vallée de l'Ouhame. Sa zone d'endémicité ne paraît pas dépasser la limite nord de la *palpalis*, et, vers le sud, le confluent des grandes rivières au voisinage de l'Equateur (Liranga). Cependant, la *G. palpalis* existe d'une façon continue dans tout l'étendue du Moyen-Congo. Quant au *T. Pecaudi*, il ne sévit guère que dans le nord, entre les 6^e et 8^e parallèles, dans cette zone frontière où coexistent *G. palpalis* et les espèces soudanaises : *G. tachinoïdes* et *morsitans*. Il paraît fort probable que, dans cette région, le virus est transmis par *G. morsitans*. Dans le Chari, où le même virus existe aussi, d'après les observations inédites du docteur RUELLE¹, il serait alors transmis par *G. tachinoïdes*.

Les observations de BOUFFARD, au Soudan, sur la transmission de la *Baleri*, trypanosomiasé à *T. Pecaudi*, dans la nature, laissent indéterminée la part qui revient dans l'action pathogène à l'une ou l'autre des deux espèces, *G. palpalis* et *G. tachinoïdes*, qui se mélangent, dans la zone endémique, sur les rives de la Volta Noire. Il est très probable que les deux espèces sont également infectantes. D'ailleurs, si, d'après KÉRANDEL, *T. dimorphon* (vel *congolense*) sévit dans le Moyen Logone, il serait alors transmis ici par *G. morsitans* ou *tachinoïdes* ; il en serait de même pour *T. Cazalboui*, qui sévit dans la moyenne vallée de l'Ouhame où ces glossines sont beaucoup plus abondantes que les *palpalis*.

On voit donc qu'il est difficile de parler d'une spécificité absolue des virus du type *congolense-dimorphon*, *Cazalboui* et *Pecaudi*, vis-à-vis de telle espèce déterminée de glossines.

De toutes manières, il est difficile de comprendre pourquoi ces virus n'envahissent pas toute l'étendue des zones à *Glossina palpalis*, *morsitans* et *tachinoïdes* ; ni pourquoi,

1. Voir MESNIL, *Bull. soc. path. exotique*, t. I, n° 8, p. 519.

au Congo par exemple, les trois virus ne s'étendent pas dans la totalité des territoires infestés par la *palpalis*.

Adaptation des virus aux races géographiques de glossines. — On ne peut pas admettre que les zones d'endémicité soient restées distinctes jusqu'à présent, parce que les causes qui pouvaient en faciliter la diffusion n'existaient pas. Les voyages, les échanges de troupeaux entre indigènes ne datent pas d'aujourd'hui; ils sont d'ailleurs, incontestablement, la cause d'un mélange relatif des trypanosomiasés chez les animaux domestiques.

D'autre part, nous savons que les Glossines elles mêmes peuvent se déplacer spontanément ou être entraînées par des moyens artificiels, de manière à faciliter le rayonnement des différentes trypanosomiasés.

On peut comprendre la question en la rapportant, comme précédemment, à l'influence exercée sur la virulence des trypanosomes qui évoluent dans le milieu salivaire des Glossines, par l'état physiologique particulier des mouches.

Ici, ce ne sont plus les conditions de la captivité qui retentissent sur cet état physiologique; ce sont directement les conditions du climat, qui varient nécessairement un peu suivant la localisation géographique des Glossines.

Dans toute l'étendue d'une zone géographique donnée, servant d'habitat à telle ou telle espèce de Glossines, il est bien certain que les conditions climatiques ne seront pas strictement identiques partout. Or, même pour une espèce, telle que la *G. palpalis*, qui s'accommode de conditions de milieu très constantes, on conçoit que les facteurs physiques auxquels l'insecte est adapté ne sont pas rigoureusement les mêmes, dans le centre de la zone d'habitat, que sur ses bords. Ils varieront, dans une limite assez étroite sans doute, qui pourra être, pour la moyenne thermique par exemple, de 4 ou 5 degrés suivant la position géographique du lieu; ces limites exprimeront l'étendue de la faculté adaptative de l'espèce.

Dans les zones bordantes de l'aire d'habitat, les influences climatiques vont entraîner, par rapport au centre de cette zone, certaines modifications adaptatives dans les particularités physiologiques des mouches. Si l'espèce, chez les glossines, comme nous avons essayé de le faire voir, se trouve caractérisée par les données physiologiques, beaucoup plus tôt que par celles de la morphologie, il est manifeste que, dans ces zones limites, les glossines observées ne seront plus exactement semblables à l'espèce type. Ce seront des *races physiologiques* différentes. Cette conception est légitimée par le mélange fréquent dans ces zones frontières, de plusieurs espèces dont l'aire géographique est d'ordinaire très distincte.

Au Congo français, par exemple, on peut grouper très nettement les différentes espèces de glossines, suivant trois bandes géographiques parallèles, étendues suivant la latitude et superposées du nord au sud ¹. La bande méridionale qui comprend toute l'étendue du Gabon et du Moyen-Congo jusqu'au 7° nord, correspond à l'aire de dispersion de *G. palpalis* et de *G. fusca*. La bande intermédiaire, qui s'étend jusqu'au 9° nord, comprend essentiellement *G. morsitans*. Enfin, depuis le 9° nord jusqu'au Tchad, on n'observe plus que la seule *G. tachinoïdes*. Les espèces du Soudan ne péné-

¹. Voir la carte publiée par la mission.

trent absolument pas dans le Moyen-Congo ; et inversement, la *palpalis* ne s'étend pas plus loin vers le Tchad que le 7° parallèle. Or du 6°,5 au 7° nord on rencontre associées les trois espèces ; le mélange se fait suivant une bande frontière, dont la largeur du nord au sud n'atteint pas 1 degré et où les trois espèces sont à peu près également communes, la *palpalis* un peu moins cependant que les autres.

Il est bien clair que, suivant cette zone, la *tachinoïdes*, par exemple, ne sera plus une espèce physiologiquement semblable à la *tachinoïdes* des confins du Tchad ; et la *palpalis*, ici, ne sera plus la même que celle que l'on rencontre sous l'équateur. Les trois glossines sont ici représentées par un groupement de trois races qui tendent à s'adapter au même climat.

Les mêmes faits pourront s'observer en Afrique occidentale, aux confins du Soudan nigérien. La zone de répartition spécifique de la *palpalis* est ici beaucoup plus indécise qu'au Congo, car l'espèce se mélange presque constamment à *G. morsitans* et *tachinoïdes* ; ses adaptations d'ailleurs, à certains égards, paraissent sensiblement différentes de celles que nous avons observées au Congo pour la même espèce, ainsi que nous avons déjà eu l'occasion de le faire observer. Par exemple, la mouche qui fréquente la Mangrove sur la côte occidentale, au Sénégal, au Sierra Leone, au Dahomey, s'en écarte complètement sur le littoral du Gabon et du Cameroun. Bien plus, alors que jamais, au Congo, nous n'avons observé la mouche en prairies découvertes, BOUET, en Côte-d'Ivoire et au Dahomey, l'a rencontrée au voisinage des lagunes en terrain inondé, herbeux, où n'existe absolument aucune trace de végétation boisée même à une certaine distance. On peut donc affirmer que la *palpalis* qu'on observe en beaucoup de points de la Côte Occidentale, n'est pas la même, biologiquement, que l'espèce du Moyen-Congo. Le climat du Soudan, avec ses caractéristiques différentes de celles du Congo, lui confère des particularités biologiques nouvelles, plus voisines de celles des glossines typiques du régime soudanien, *Gl. tachinoïdes* et *morsitans*, qui lui sont aussi fréquemment associées.

On comprend, dans ces conditions, que les trypanosomes puissent être spécifiquement adaptés à certaines races géographiques de mouches ; que leur évolution normale ne puisse s'accomplir chez elles que suivant certaines limites géographiques ; qu'enfin, pour un même virus, cette adaptation puisse porter sur des races de glossines, d'espèces morphologiquement différentes mais vivant dans les mêmes zones, et faire défaut, au contraire, chez d'autres représentants de ces espèces habitant des régions distinctes.

La notion des races de trypanosomes qui joue un si grand rôle dans la biologie de ces parasites, comme l'ont établi, d'une manière fondamentale, les recherches poursuivies dans des voies diverses par LAVERAN et MESNIL (1904), EHRLICH (1907), MESNIL et BRIMONT (1908, 1909), peut à notre avis se doubler, dans la question, de celle des glossines elles-mêmes. Déjà BRUMPT (1907) étudiant les conditions d'infection des *Helobdella algira*, par le *T. inopinatum* des grenouilles, avait reconnu que certains individus, pris dans la nature, étaient totalement réfractaires à l'infection et donnaient des descendants également réfractaires ; il a émis l'idée, à notre avis très justifiée, qu'il pouvait y avoir des races de sangsues résistantes à l'évolution des parasites.

Des renseignements inédits, que l'auteur a bien voulu nous communiquer, confir-

ment cette notion très remarquable. Il est bien vraisemblable que des faits analogues doivent se produire chez les glossines, sous l'influence des conditions que nous venons d'envisager.

Influence de l'espèce animale réservoir de virus. — On peut enfin concevoir, également, que des espèces animales, très sensibles aux virus par inoculations artificielles, puissent être réfractaires à l'infection par les piqûres de glossines. Dans ce cas, la question de la localisation endémique des trypanosomiasés se trouverait dépendre, en partie, de la nature des espèces animales sensibles à ces piqûres et par suite capables de constituer des réservoirs de virus normaux.

Les expériences de BRUMPT (1907) sur la transmission du *T. inopinatum* aux grenouilles, par l'*Helobdella algira*, sont également très instructives à cet égard. Alors que les grenouilles vertes s'infectent à coup sûr par les piqûres des Hélobdelles parasitées, les grenouilles rousses résistent d'une manière absolue à l'infestation naturelle par ces mêmes Hélobdelles. Le fait est tellement net, que l'auteur se sert des grenouilles rousses pour conserver et nourrir les sangsues sur lesquelles il étudie la transmission héréditaire du *T. inopinatum*. Cependant ces grenouilles rousses sont très sensibles à l'inoculation expérimentale de ce virus et succombent rapidement comme les grenouilles vertes.

Ces observations montrent combien est délicat le phénomène de la transmission naturelle des virus par les piqûres des glossines. Il y a de fortes raisons de penser que beaucoup des expériences de laboratoire échouent, parce que les animaux d'expérience ne représentent pas absolument les types naturels.

La délimitation des zones d'endémicité des trypanosomiasés, leurs relations étroites avec certaines espèces définies de glossines, nous paraissent être, en dernière analyse, le produit d'influences très complexes. On peut y voir le résultat des actions combinées d'une triple série de facteurs. 1° Le retentissement des influences géographiques sur l'état physiologique particulier des glossines ; 2° l'adaptation des trypanosomes à ces conditions physiologiques particulières qui réagissent directement sur la virulence des parasites ; 3° l'adaptation des trypanosomes à certains hôtes vertébrés déterminés.

Résumé général et Conclusions

La *Glossina palpalis* habite exclusivement dans l'Afrique équatoriale les bords boisés des cours d'eau. Dans l'étendue d'une même zone d'habitat, la glossine se localise de préférence en certains points déterminés ou *gîtes*, en rapport, soit avec la présence de l'homme, soit avec celle du gros gibier. Certains gîtes persistent d'une façon *permanente* toute l'année, alors que d'autres sont purement *temporaires* et ceux-ci sont alimentés en glossines, à l'époque favorable, par les gîtes permanents qui constituent de véritables *réservoirs de mouches*. Les *migrations* de la *palpalis* et ses déplacements de gîtes en gîtes, sont, en grande partie, déterminés par des changements dans les conditions hygrométriques, corrélatifs des modifications survenues, avec les saisons, dans le régime hydrographique du pays.

Glossina palpalis est une mouche très sensible à certaines conditions définies de milieu. Sa sensibilité thermique est démontrée, dans la nature, par sa localisation étroite dans la région équatoriale le long des berges fortement boisées ; sa sensibilité à l'humidité de l'air, par ses *migrations*, en saison sèche, quand le régime des petits cours d'eau devient inconstant. Expérimentalement, nous avons pu montrer que l'optimum thermique pour la vie des adultes est voisin de 28° C. et, pour les pupes, de 25° C. Si l'on élève à 30° C. la moyenne des températures, la mouche meurt à bref délai. De même, l'influence de l'état hygrométrique de l'air sur les conditions de nutrition a pu être nettement mise en évidence. L'air saturé agit sur les échanges nutritifs, de telle sorte, qu'il rend *treize fois plus longue* que dans l'air sec, la résistance des mouches soumises au jeûne.

La reproduction de cette glossine est, de même, étroitement soumise à ces influences de température et d'humidité. Lorsque la moyenne thermique atteint 30° C., ou lorsque le degré hygrométrique s'élève au point de saturation, pendant plusieurs jours, il y a arrêt de la ponte, par inhibition dans la croissance de l'œuf ovarien, ou par rétention active, de la part de la mouche, de l'œuf mûr dans l'ovaire. Les glossines femelles possèdent un pouvoir manifeste d'*autorégulation de leur gestation*, qui est une des formes sous lesquelles se traduit leur sensibilité particulière aux influences cosmiques extérieures.

La ponte a lieu, en moyenne, tous les dix jours, mais cette durée varie légèrement suivant la température et l'abondance de l'alimentation. Des perturbations accidentelles peuvent avoir lieu, telles que l'*avortement* dépendant de la propriété auto-régulatrice précédente, et la *nymphose intra-utérine* de la larve.

La croissance et la nutrition complètes de celle-ci s'effectuent dans l'utérus. La larve est nourrie par une sécrétion lactée particulière, sécrétée par des glandes annexes modifiées de l'utérus qui se ramifient dans la cavité abdominale de la glossine mère. Ce lait spécial est *tété* directement par la larve, dont le pharynx est muni d'une langue musculaire qui sert à la succion ; la bouche se trouve à proximité immédiate d'une saillie de l'utérus qui fonctionne comme tétine où débouchent les glandes à lait. On peut donc assimiler, dans une certaine mesure, le mode de nutrition de la larve des glossines à celui des jeunes Echidnés ou des petits Marsupiaux dans la poche maternelle.

Le tube digestif larvaire est lui-même modifié en vue de l'accumulation de la substance nourricière, dont une faible partie seulement est utilisée avant la nymphose. L'estomac forme un sac clos et le rectum, obstrué au voisinage de l'anus, ne sert plus qu'à l'accumulation des produits urinaires. La larve subit deux mues dans l'utérus, à la suite desquelles des changements notables se produisent dans la région des orifices respiratoires ; ces modifications sont en rapport avec une protection plus efficace de ces orifices.

Les principales particularités d'organisation interne des glossines s'éloignent de celles des Stomoxydes mais se retrouvent, d'une manière frappante, chez les Diptères pupipares, en particulier chez les Mélophages. L'adaptation des larves à la vie intra-utérine est également du même type : il y a une convergence adaptative remarquablement étroite entre ces Diptères. On doit y voir le résultat des influences physiologiques identiques auxquelles ces insectes sont soumis, par leur régime et leur mode de vie. Les glossines peuvent être envisagées comme représentant, parmi tous les Stomoxydes, ceux qui ont subi les modifications *internes* les plus intenses, et les plus immédiatement en rapport avec une existence ectoparasitaire typique.

Au point de vue pratique, les données que nous avons réunies sur la sensibilité propre des adultes et des nymphes de la *G. palpalis* aux conditions de température et d'humidité réalisées normalement dans leur zone d'habitat, permettent de trouver, dans le déboisement partiel des gîtes, une arme sûre pour la destruction de cette mouche.

En ce qui concerne l'évolution des trypanosomes pathogènes dans l'organisme des Glossines, trois séries de phénomènes peuvent se produire.

1° Une *culture* banale, dans la région postérieure de l'intestin moyen, au milieu des résidus liquides de la digestion du sang. Cette culture est fugace et disparaît rapidement dès que les mouches sont soumises au jeûne, ou simplement lors des nouvelles prises du sang.

2° Un *développement* plus durable dans le milieu intestinal lui-même, qui peut aboutir à une *infection totale* du tube digestif et ultérieurement de la trompe ; ce processus, qui n'a pu être constaté jusqu'à présent que dans la nature, diffère du précé-

dent, par ce fait que les parasites peuvent se maintenir dans le tube digestif en dehors de toute trace de sang et se comporter ainsi comme des parasites propres. Il est possible que cette évolution durable soit la condition la plus sûre du maintien des trypanosomes dans les zones à glossines.

3° Une *évolution* sur place, dans le liquide salivaire pur, qui a son siège exclusif dans le canal de la trompe. Les parasites se fixent par leur flagelle aux parois de l'organe, perdent leur forme initiale, et revêtent l'aspect de *Crithidia* ou de *Leptomonas* fixés. Sous cette forme ils se multiplient en abondance, pendant les premières heures ; puis ultérieurement, après un temps variable, peuvent reparaître des Trypanosomes typiques qui semblent être les formes propagatrices normales de l'affection chez le vertébré.

Cette évolution représente, au point de vue biologique, un rappel très court mais très suggestif de l'évolution ancestrale des trypanosomes chez l'insecte. Elle démontre, si on la compare à celle qui se produit dans l'intestin des Pycnosomes et des Lucilies du Congo pour certains *Leptomonas* banaux, étudiés par nous, que les trypanosomes pathogènes du sang des mammifères, *sont des formes adaptées secondairement, quoique d'une manière presque complète, à la vie chez le vertébré, mais dont l'origine première doit être cherchée parmi les flagellés intestinaux des insectes.*

Les glossines représentent donc, à cet égard, vis-à-vis des trypanosomes pathogènes, de véritables hôtes intermédiaires mais d'un type très particulier, comme BRUCE l'avait entrevu.

Leur spécificité d'action dans l'étiologie des grandes trypanosomiasés africaines ne peut être niée. Elle s'explique, non seulement par les faits d'évolution que nous venons de décrire, mais aussi, et surtout, par une adaptation extrêmement délicate des virus à l'état physiologique propre des mouches qui les transmettent. De même qu'il y a des relations physiologiques très étroites entre *G. palpalis* et son milieu d'habitat, de même il en existe, et d'une spécialisation très grande, entre les trypanosomes et le milieu où ils évoluent chez les glossines.

Cette particularité qui est liée, sans doute, à l'influence exercée sur la virulence des parasites par la nature spéciale des sécrétions salivaires des glossines, permet d'expliquer comment le Nagana, pourtant si virulent pour les animaux domestiques, ne déborde pas les zones à *G. morsitans*, et de prévoir, par suite, que la Maladie du sommeil n'étendra pas ses foyers d'endémicité au delà de l'aire de dispersion de la *Glossina palpalis*.

Index Bibliographique

1907. ADAMS (E. B). — Account of a Tour by M. A. G. Speke and Dr Adams in Northern Unyoro and on the Victoria Nile. *Sleeping Sickness. Comm. of the R. Soc.* Report, n° VIII, février.
1908. ALILAIRE, voir CHATTON et ALILAIRE.
1903. AUSTEN (E. E.). — A Monograph of the tsetse-flies based on the Collection in the British Museum. Londres.
1904. AUSTEN (E. E.). — Supplementary Notes on the Tsetse-Flies. *British Medical Journal* 17 sept. 1904.
1903. AUSTEN. — The distribution of the Tsetse-Flies. *Reports of the Sleeping Sickness Commission*.
1908. BAGSHAWE (B. A.). — *Sleeping Sickness Bureau Bulletin*, London, Royal Society ; n°s 1, 2 ; Burlington House.
1909. BAGSHAWE (B. A.). — Id., n°s 3, 4, 5.
1898. BALBIANI. — Sur les conditions de la sexualité chez les pucerons. Observations et réflexions. *Intermédiaire des Biologistes*. vol. 1, 20 février, 3 et 20 mars.
1906. BALFOUR. — Second report of the Welcome Research Laboratories at the Gordon memorial College Khartoum.
1909. BATEMAN (H. R.). — Voir BRUCE, HAMERTON et BATEMAN.
1882. BECHER (E.). — Zur Kenntniss der mundtheile der Dipteren. *Denkschr. math. naturw. Kl. Akad. Wissensch. Wien*.
1909. BERGEVIN (Ernest de). — A propos de quelques cas de mutation dans le genre *Graphosoma*. *Bull. Soc. entomologique de France*, n° 2, pp. 43-47.
1899. BERLESE (A.). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. *Riv. di Patologia vegetale*, vol. VIII.
- 1907 a. BEZZI (Mario). — Mosche Ematofaghe ; *Real Istituto Lombardo di Scienze e Lettere*. Série II, vol. XL.
- 1907 b. BEZZI (Mario). — Die Gattungen der blutsaugenden Musciden. *Zeitschr. für Hymenopterologie und Dipterologie*, V, p. 443-446.
1904. BILLET (A.). — Culture d'un Trypanosome de la grenouille chez une Hirudinée : relation ontogénétique possible de ce Trypanosome avec une Hémogrégarine. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXXXIX, 10 octobre.
1904. BLANCHARD (R.). — Sur un travail de M. le Dr Brumpt intitulé : Quelques faits relatifs à la transmission de la maladie du sommeil par les mouches tsétsé. *Arch. Parasitol.*, p. 573 et suiv.
1906. BOUET (G.). — Culture du trypanosome de la grenouille (*Trypanosoma rotatorium*). *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XX, juillet, fig. in texte, 1 planche.

- 1907 *a.* BOUET (G.). — Trypanos. anim. de la Basse-Côte d'Ivoire. *Ann. I. Pasteur*, t. XI, 25 juin.
- 1907 *b.* BOUET (G.). — Trypanosomiasis de la Haute-Côte d'Ivoire. *Ann. I. Pasteur*, t. XXI, décembre.
1908. BOUET (G.). — Note sur les Trypanosomiasis du Dahomey. *Bull. Soc. pathol. exotique* t. I, n° 8, 14 octobre, pp. 519-24.
1907. BOUFFARD (G.). — Sur l'étiologie de la Souma, trypanosomiasis du Soudan français. *C. rendus Soc. de biologie*, t. LXII, p. 71, 19 janvier.
- 1908 *a.* BOUFFARD (G.). — La Baléri, trypanosomiasis animale des territoires de la boucle du Niger. *Ann. I. Pasteur*, t. XXII, 25 janvier.
- 1908 *b.* BOUFFARD (G.). — Du rôle comparé des Glossines et des Stomoxes dans l'étiologie de la Souma. *Bull. Soc. Pathol. exotique*, t. I, n° 6, 10 juin, p. 333-336.
1901. BOUVIER (E.-L.). — Les habitudes des Bembex (Monographie biologique). *Année Psychologique*, 1900, Paris.
1907. BOUVIER (E.-L.). — Monographie des Onychophores. *Ann. Sc. nat. zool.*, 9^e série, t. II et V.
1906. BOUVIER (E.-L.), GIARD (A.) et LAVERAN (A.). — Instructions pour les recherches à effectuer au Congo français par la mission française de la maladie du sommeil. Rédigées au nom de la commission française de l'Association scientifique internationale d'agronomie coloniale, octobre 1906.
1883. BRAUER (Fr.). — Die zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien, III. Systematische Studien auf Grundlage der Dipteren Larven, nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. *Denkschriften der Mathematisch-Naturwiss. Classe der Kaiserl. Akad. Wien*.
1893. BRAUER et BERGENSTAMM (Von). — Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria Schizometopa, Pars IV. *Denkschr. der math. naturw. Cl. der K. Akad. der Wiss.*, IX, Vienne.
1898. BRAULT (J.). — Contribution à la géographie médicale des maladies africaines. *Janus*, III, cité par Laveran et Mesnil, 1904, p. 314, et Blanchard, 1904.
- 1908-09. BREINL. — Voir S. MOORE et BREINL.
- 1908-09. BRIMONT. — Voir MESNIL et BRIMONT.
1896. BRUCE (D.). — Further Report on Tsetse fly Disease or Nagana in Zululand. Londres, Harrisson et Sons.
1903. BRUCE (D.). — Appendix to Further Report on the Tsetse-Fly Disease, or Nagana, in Zululand, Londres.
1903. BRUCE (D.). — Trypanosoma in Sleeping Sickness; note by the Secretary. *British. Med. Journ.*, 23 mai, p. 1218.
1903. BRUCE (D.) et NABARRO (D.). — Progress report on Sleeping Sickness in Uganda. *Rep. Sleeping Sickness Comm.* I, n° 2.
1909. BRUCE (David), HAMERTON (A. E.) et BATEMAN (H. R.). — A Trypanosome from Zanzibar. *Proceedings of the Royal Society. B.*, vol. 81.
1903. BRUCE, NABARRO et GREIG. — Reports on the Royal Society Sleep. Sickness. Comm n° IV, 1903.
1904. BRUES (C. T.). — Notes on *Trichobius* and the Systematic position of the Streblidæ. *Bull. of the Amer. Museum of natural history*, XX.
- 1903 *a.* BRUMPT (E.). — Extraits des lettres communiquées par Blanchard à l'Académie. *Bull. Acad. méd.*, 17 mars, p. 368.
- 1903 *b.* BRUMPT (E.). — Maladie du sommeil et mouches tsétsé. *C. R. Soc. de Biologie*, 27 juin.
- 1903 *c.* BRUMPT (E.). — Du rôle des mouches tsétsé en pathologie exotique. *C. R. Soc. de Biologie*, 28 nov.

- 1904 a. BRUMPT (E.). — Contribution à l'étude de l'évolution des Hémogrégarines et des Trypanosomes. *Compt. rend. de la Soc. de Biol.*, 23 juillet, pp. 165-67.
- 1904 b. BRUMPT (E.). — A propos de la *Glossina Decorsei*. *Compt. rend. de la Soc. de Biol.*, 19 nov., p. 432.
1905. BRUMPT (E.). — Maladie du sommeil, distribution géographique, étiologie, prophylaxie. *Archives de Parasitologie*, t. IX, 9 janvier, p. 205.
- 1906 a. BRUMPT (E.). — Sur quelques espèces nouvelles de Trypanosomes parasites des poissons d'eau douce ; leur mode d'évolution. *C. R. Soc. Biol.*, 27 janvier 1906.
- 1906 b. BRUMPT (E.). — Mode de transmission et évolution des Trypanosomes des poissons. Description de quelques espèces de Trypanoplasmes des poissons d'eau douce. Trypanosome d'un crapaud africain. *C. R. Soc. Biol.* 60, pp. 162-164.
- 1906 c. BRUMPT (E.). — Expériences relatives au mode de transmission des Trypanosomes et des Trypanoplasmes par des Hirudinées. *C. R. Soc. Biol.*, 21 juillet, t. LXI, p. 77.
- 1906 d. BRUMPT (E.). — Rôle pathogène et mode de transmission du *Trypanosoma inopinatum* Ed. et Et. Sergent. Mode d'inoculation d'autres Trypanosomes. *C. R. Soc. Biol.*, 28 juillet, t. LXI, p. 167.
1908. BRUMPT (E.). — De l'origine des Hémoflagellés du sang des vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 43 juin, t. LXIV, p. 1046.
1878. BÜTSCHLI (O.). — Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen. *Zeitschrift für Wissenschaftl. Zoologie*. Bd. XXX. 3 planches.
1884. BÜTSCHLI. — Protozoa : Flagellata. *Bronns Thier Reichs*, t. I, fasc. 2.
- 1903 a. CASTELLANI (A.). — Trypanosoma in Sleeping Sickness. *Brit. Med. Journ.*, 23 mai, p. 1218.
- 1903 b. CASTELLANI (A.). — On the Discovery of a species of Trypanosoma in the cerebrospinal fluid of Cases of Sleeping Sickness. *Proc. roy. Soc.*, p. 504-508.
1906. CAZALBOU. — Exp. d'infect. de trypanosomiase par des *Gl. palpalis* infectées naturellement. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLIII, 17 sept., p. 435-437.
1909. CHAGAS (C.). — Neue Trypanosomen; Vorläufige Mittheilung. *Arch. f. Schiffs und Trop. Hyg.*, XIII, n° 4, pp. 120-122.
1908. CHATTON (E.) et ALILAIRE (E.). — Coexistence d'un *Leptomonas* (Herpetomonas) et d'un *Trypanosoma* chez un Muscide non vulnérant, *Drosophila confusa* Stæger. *Comptes rendus Soc. Biol.*, 6 juin, t. LXIV, p. 1004.
1908. CHEVALIER (A.). — L'Afrique centrale française. Mission Chari lac Tchad, 1902-1904. Paris, A. Challamel.
1908. CHOLODKOWSKY (N.). — Zur Frage über die Fortpflanzungs und Entwicklungsweise der viviparen Fliegen. — Travaux de la *Soc. imperiale des naturalistes de St-Petersbourg*. C. R. des séances, en russe, résumé en allemand, pp. 106-108.
1908. CHOLODKOWSKY (N.). — Ueber den Weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen. *Zool. Anzeiger*, 18 août. Bd. XXXIII.
1902. CONTE (A.). — Contributions à l'embryologie des Nématodes. Thèse, Lyon. *Annales de l'Université de Lyon*, 8.
1909. DELCOURT (A.). — Sur l'apparition brusque et l'hérédité d'une variation chez *Drosophila confusa*. *C. R. Soc. Biol.*, 1^{er} mai, p. 709-11.
1901. DOFLEIN (F.). — Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Iéna. Fischer.
1909. DOFLEIN (F.). — Probleme der Protistenkunde I Die Trypanosomen ; ihre Bedeutung für zoologie, Medizin und Kolonialwirtschaft. Iéna. Fischer.
1890. DRUDE. — Handbuch der Pflanzegeographie. Stuttgart.
1825. DUFOUR (Léon). — Recherches anatom. sur l'Hippobosque des chevaux. *Ann. Sc. nat. zool.* VI.
1845. DUFOUR (L.). — Etudes anatomiques et physiologiques sur les insectes diptères de la famille des Pupipares. *Ann. Sc. nat. zool.* III.

1851. DUFOUR (L.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les diptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces insectes. Mém. présenté à l'*Acad. des Sciences math. et physiques*. V, 44, pp. 174-360, 44 pl.
1906. DUTTON (J. E.) et TODD (J. L.). — The distribution and spread of Sleeping Sickness in the Congo Free State with Suggestions on Prophylaxis. *Liverpool School of Tropical Medicine Mem.* XVIII.
1907. DUTTON (J. E.), TODD (J. L.) et HANINGTON (J.). — Trypanosome Transmission Experiments. *Ann. Trop. Med. Parasitology*, I.
1907. DUTTON, voir NEWSTEAD, DUTTON et TODD.
1907. EHRLICH (F.) Chemotherapeutische Trypanosomen-studien. *Berl. Klin. Woch.* 4, 44, 48, 25 mars. Analyse par Mesnil. *Bull. I. Pasteur*. T. V. p. 327.
1895. ENGLER (A.). — Die Pflanzenwelt Ost. Afrikas und der Nachbargebiete Deutsch-Ost-Afrika. Theil. A. Berlin.
- 1907-1908. ENSOR (Howard). — Report of Investigations carried out in the Bahr-el-Ghazal Province on Behalf of the Sudan Sleeping Sickness Commission. 1907-1908. *Journ. R. Army Med. corps*, t. XII, 1909 et 3^d *Report Wellcome Res. Labor.*
1879. FABRE (J.-H.). — Souvenirs entomologiques. Etude sur l'instinct et les mœurs des insectes. 1^{re} série. Paris.
1890. FABRE (J.-H.). — Id. Troisième série. Paris.
1904. FAUSSEK. — Viviparität und Parasitismus *Zool. Anz.* XXVII. 26 juillet, n° 25, pp. 761-67.
1908. FELDMANN. — Die Schlafkrankheit im Bezirk Schirati. *Deut. méd. Wochensch.* 2 avril t. XXXIV.
1909. FERTON. — Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères, pp. 574-578 : sur les modifications de couleur subies par certaines espèces de l'île de Corse. *Annales de la Soc. Entom. de France*, vol. LXXVII, 4^e trimestre.
1908. FLU (P. C.). — Ueber die Flagellaten im Darm von *Melophagus ovinus*. *Arch. f. Protist.* t. XII.
1905. FRANÇA (C.). — Sobre as glossinas da Africa oriental existentes no Museu de Lisboa. *Journ. de Sciencias math., phys. e nat.*, 2^e série, t. VII, n° 27. Lisbonne.
1907. FÜLLEBORN et MARTIN MAYER. — Versuche Trypanosomen und Spirochaeten durch *Stegomyia fasciata* zu übertragen. *Arch. f. Sch. U. Trop. Hyg.*, t. XI.
1894. GIARD (A.). — Convergence et pœcilogonie chez les insectes *Bull. Soc. ent. Fr.* 10 janvier, p. VIII.
1897. GIARD (A.). — Sur la signification générale du parasitisme placentaire. *C. R. Soc. biol.*
1904. GIARD (A.). — La Pœcilogonie. *Comptes rendus, 6^e Congrès intern. de zoologie*, session de Berne.
1906. GIARD (A.). — Voir BOUVIER, GIARD et LAVERAN.
1906. GILES. — The anatomy of the biting flies of the genus *Stomoxys* and *Glossina*. *Journ. of trop. med.*, t. IX.
1908. GOUZIEN (Paul). — La maladie du sommeil dans le Haut-Sénégal et Niger. *Annales d'hygiène et de médecine coloniales*.
1905. GRAY (A.) et TULLOCH (F.). — The Multiplication of *Trypanosoma gambiense* in the Alimentary Canal of *Glossina palpalis*. *Rep. Sleeping Sickness Comm.*, n° 14.
1906. GRAY (A. C. H.). — Some Notes on a *Herpetomonas* found in the Alimentary Tract of *Stomoxys (calciatrans?)* in Uganda. *Proc. Roy. Soc.*, 78, sér. B.
1903. GREIG. — Voir BRUCE, NABARRO et GREIG.
1905. GREIG et GRAY (A. C.). — Continuation Report on Sleeping Sickness in Uganda (*Reports of the Sleeping Sickness Commission of the Royal Society*, t. VI.
1906. GRÜNBERG (K.). — Ueber blutsaugende Musciden. *Zool. Anzeiger*, XXX, 3 avril.

1904. GUIART (Jules). — Morphological considerations of the anterior extremity of the Trypanosome. *Journ. of trop. med.*, t. VII, 1^{er} janv., pp. 6-8, fig. in texte.
1909. HAMERTON. — Voir BRUCE, HAMERTON et BATEMAN.
1907. HANINGTON. — Voir DUTTON, TODD et HANINGTON.
1897. HANN. — Handbuch der Klimatologie. Bd II. Biblioth. Geographischer Handbücher von Fr. Ratzel Stuttgart.
1903. HANSEN (H. J.). — The Mouthparts of *Glossina* and *Stomoxys*, in Austen (*Monographie des mouches tsétsé*).
1907. HARTMANN. — Das System der Protozoen zugleich vorläufige Mittheilung über Proteosoma. *Arch. f. Protistenkunde*, t. X.
1909. HARTMANN. — Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. *Arch. für Protistenk.* 14^e Bd, II.
1907. HARTMANN et PROWAZEK (S.). — Blepharoplast, Caryosom, Centrosom. *Arch. f. Protistenk.*, p. 306-333.
1904. HENNEGUY (L.-E.). — Les insectes, morphologie, reproduction, embryologie. Paris.
1909. HODGES (A. D. P.). — Observations relating to the Transmission of Sleeping Sickness in Uganda; the distribution and Bionomics of *Glossina Palpalis*; and to clearing Measures. London; *Sleeping Sickness Bureau* Royal Society; Burlington House, janvier.
1905. HÖHNEL (F.). — Ueber *Trypanosoma congolense*, *Arch. f. Schi. u. Trop. Hyg.*, t. XII, suppl. 3 juin.
1904. HOLMGREN. — Ueber vivipare Insecten, *Zool. Jahrbücher; Abth. für Systematik*, 19.
1900. HOUSSAY (F.). — La forme et la vie, Paris, 1900.
1907. HUBERT (H.). — Distrib. géogr. des tsétsés au Dahomey. *La Géographie*, t. XV, n° 3.
1903. KAMMERER. — Beitrag zur Erkenntniss der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* u. *maculosa*. *Arch. für Entwickel. Mechan.*, t. XVII.
1899. KEMPNER (W.). — Voir RABINOVITCH, 1899.
1884. KENT (Saville). — A manual of Infusoria.
1908. KÉRANDEL (J.). — Trypanosomiasés des Mammifères au Congo français (Haute-Sangha, Logone, Ouhamé). *Bull. Soc. Pathol. exot.*, t. I, n° 8, pp. 415-519, note de Mesnil, p. 519.
1906. KEYSSELITZ (G.). — Generations und Wirtwechsel von *Trypanoplasma borreli* Laveran et Mesnil. *Arch. f. Protistenk.*, 7.
1908. KEYSSELITZ (G.). et MAYER (M.). — Zur Frage der Entwicklung von *Trypanosoma brucei* in *Glossina fusca*. *Archiv. für Schiff's. und Tropen-Hygiene*, t. XII.
1909. KLEINE. — Positive Infektionsversuche mit *T. Brucei* durch *Glossina palpalis*. *Deutsche Med. Wochenschr.*, 18 mars.
- 1905 a. KOCH (R.). — Vorläufige Mittheilungen über die Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostafrika. *Deutsch. Med. Wochenschr.*, 23 nov.
- 1905 b. KOCH (R.). — Ueber die Unterscheidung der Trypanosomenarten. *Sb. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin*, t. XLVI, 23 nov.
- 1907 a. KOCH (R.). — Ueber den bisherigen Verlauf der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit in Ostafrika. *Deutsch. Med. Wochenschr.*, 10 janv.
- 1907 b. KOCH (R.). — Schlussbericht von der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit. *Deut. Med. Woch.*, 5 sept.
1879. KÜNCKEL D'HERCULAIS (Jules). — Observations sur les mœurs et métamorphoses du *Gymnosoma rotundatum* Lin. Diptère de la famille des Muscides. *Annales de la Soc. entom. de France*. V^e Série, 8 janv.
1815. KYBER (J. F.). — Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. *German's Magaz. Entom.*, I Jahrg.
1905. LAVERAN (A.). — Contribution à l'étude de la répartition des m. tsétsés dans l'Ouest

- africain français et dans l'état indépendant du Congo. *C. R. Ac. Sciences*, t. CXLI, 4 déc. 1905.
1906. LAVERAN (A.). — Trypanosomiasis du Haut-Niger; un nouveau trypanosome pathogène. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLIII, 9 juillet, p. 94.
1906. LAVERAN (A.). — Voir BOUVIER, GIARD et LAVERAN, 1906.
- 1907 a. LAVERAN (A.). — Nouvelle contribution à l'étude des trypanosomiasis du Haut-Niger. *C. R. Acad. Sciences*, t. CXLIV, 4 février, p. 243.
- 1907 b. LAVERAN (A.) — *C. R. Ac. Sc.*, 11 mars.
- 1907 c. LAVERAN (A.). — Sur les Trypanosomiasis du Haut-Niger. *Ann. I. Pasteur*, XXI, 25 mai.
- 1907 d. LAVERAN (A.). — Nouvelle contribution à l'étude des trypanosomiasis du Haut-Niger. *C. R. Acad. Sciences*, t. CXLIV, 20 juillet, p. 293.
- 1908 a. LAVERAN (A.). — Au sujet de *Trypanosoma congolense* (Broden). *C. R. Acad. Sciences*, t. CXLVI, 21 avril, p. 853.
- 1908 b. LAVERAN (A.). — Contribution à l'étude des mouches piquantes de l'Afrique intertropicale. *Bull. Soc. Path. exot.*, 13 mai.
- 1908 c. LAVERAN (A.). — Contribution à l'étude de *Trypanosoma congolense*. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXII, novembre, pp. 833-855.
1908. LAVERAN et KERMORGANT (Rapporteurs). — La prophylaxie de la maladie du sommeil. Rapport présenté par une commission composée de MM. BOUVIER, GIARD, MARTIN (Gustave), MESNIL, ROUX (*Bulletin de la Société de Pathologie exotique*), juin.
1904. LAVERAN (A.). et MESNIL (F.). — Trypanosomes et Trypanosomiasis. Paris, Masson et Cie.
1908. LEBŒUF. — Voir MARTIN (Gustave) et LEBŒUF; MARTIN (G.), LEBŒUF et ROUBAUD.
- 1902 a. LÉGER (L.). — Sur la systématique des Cercomonadines aciculées sans membrane ondulante. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 17 mars.
- 1902 b. LÉGER (L.). — Sur un flagellé parasite de l'*Anopheles maculipennis*. *Compt. R. Soc. de Biol.*, 22 mars.
- 1902 c. LÉGER (L.). — Sur la structure et le mode de multiplication des flagellés du genre *Herpetomonas* Kent. *Compt. rendu Acad. Sc.*, 7 avril.
- 1903 LÉGER (L.). — Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des insectes (note préliminaire) *Arch. f. Protistenkunde*.
- 1904 a. LÉGER (L.). — Sur les hémoflagellés du *Cobitis barbatula* L. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 57, pp. 344-347.
- 1904 b. LÉGER (L.). — Sur un nouveau flagellé parasite des tabanides. *Ibid.*, 57, pp. 613-615.
- 1904 c. LÉGER (L.). — Sur les affinités de l'*Herpetomonas subulata* et la phylogénie des trypanosomes. *Ibid.*, 57, pp. 615-617.
1905. LÉGER (L.). — Sur la présence d'un Trypanoplasme intestinal chez les poissons. *C. R. Soc. Biol.*, 8 mars, pp. 513-517.
1858. LEUCKART (R.). — Die Fortpflanzung und. Entwicklung d. Pupiparen nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. *Abh. d. Naturf. Gesell. in Halle*, 4 Bd.
1905. LEVADITI (C.). — Sur un nouveau flagellé parasite du *Bombyx mori* (*Herpetomonas bombycis*), *C. R. Acad. Sc.*, 141, pp. 631-634, 11 fig.
1905. LEWIS (J.) et WILLIAMS (H.). — The results of attempt to cultivate trypanosomes from frogs. *American medicin.*, t. IX, 25 mars.
1906. LINGARD (A.) et JENNINGS (E.). — Some Flagellate forms found in the intestinal tracts of Diptera and other genera. Londres; Adlard et Son.
- 1890-1891. LOWNE (B.). — Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow fly (*Calliphora erythrocephala*), II vol. London.
1906. LÜHE (M.). — Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten, *Mense's Handbuch der Tropenkrankheiten*. Leipzig, Barth. 3.
1904. MAC NEAL. — The Life History of *T. Lewisi* and *T. Brucei*. *Journ. of infect. Diseases*, t. I, nov.
1905. MAC NEAL. — Voir NOVY et MAC NEAL.

1907. MAC NEAL. — Voir NOVY. MAC NEAL et TORREY.
1835. MACQUART (J.). — Histoire naturelle des insectes « Diptères », t. II, p. 244-245.
1843. MACQUART (J.). — Diptères exotiques nouveaux ou peu connus, t. II, 3^e partie, pp. 112-114.
1906. MARTIN (Gustave). — Les Trypanosomiasés de la Guinée française. Paris, Maloine.
- 1908 a. MARTIN (G.) et LEBŒUF. — Diagnostic microscopique de la Trypanosomiasé humaine. Valeur comparée des divers procédés. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXII, p. 518.
- 1908 b. MARTIN (Gustave) et LEBŒUF. — Période d'incubation dans la maladie du sommeil. Inflammations locales à la suite de piqûres de Glossines infectées. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. I, n^o 7.
1908. — MARTIN (Gustave), LEBŒUF et ROUBAUD (E.). — Les Trypanosomiasés animales du Congo français. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. I, n^o 6.
1907. MARTIN MAYER. — Voir FÜLLEBORN et MARTIN MAYER.
1908. MAYER (M.). — Voir KEYSSELITZ et MAYER.
1900. MAUPAS. — Modes et formes de reproduction des Nématodes. *Archives de zoologie expériment. et générale*, 3^e série, t. VIII, Paris.
1889. MEINERT (F.). — Contribution à l'anatomie des Fourmilions. *Overs. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl.* Kjøbenhavn.
1904. MESNIL (Félix). — Voir LAVERAN et MESNIL.
1905. MESNIL (Félix). — Aperçu sur l'hérédité dans les maladies à Protozoaires. *Bulletin Institut Pasteur*, t. III, n^o 10, 30 mai.
- 1908 a. MESNIL (F.) et BRIMONT (E.). — Sur les propriétés des races de Trypanosomes résistants aux médicaments. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXII, novembre.
- 1908 b. MESNIL (F.) et BRIMONT (E.). — Sur un Hématozoaire nouveau (*Endotrypanum*, n. gen.) d'un Edenté de Guyane. *Comptes rendus Soc. Biolog.*, t. LXV, n^o 35, 11 déc., pp. 581-583.
1909. MESNIL (F.) et BRIMONT (E.). — Sur les propriétés protectrices du sérum des animaux trypanosomés. Races résistantes à ces sérums. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXIII, février, 1 pl.
1908. MILLER (W. W.). — *Hepatozoon perniciosum* (n. g., n. sp.). A Hæmogregarine pathogenic for white rats; with a description of the sexual cycle in the intermediate host, a mite (*Lelaps echidninus*). *Treasury Department public Health and Marine-Hospital Service of the U. States Hygienic laboratory*. Bull. n^o 46. Washington, juin.
1905. MINCHIN (E. A.). — Report on the Anatomy of the Tsetse-fly (*Glossina palpalis*). *Proc. of the roy. Soc. Ser. B*, V, 76, n^o 512, oct.
1906. MINCHIN (E. A.). — The Breeding habits of the Tsetse-fly (Discovery of the pupæ of the Tsetse-fly. *Nature*, t. LXXIV, 25 octobre.
1907. MINCHIN (E. A.). — On the Occurrence of Encystation in *Trypanosoma Grayi*, Novy, with Remarks on the Method of Infection in Trypanosomes generally (*Rep. Sleeping Sickness Comm.* VIII, n^o 22.
1908. MINCHIN (E. A.). — Investigation on the Development of Trypanosomes. *Q. J. Micr. Sc.*, t. III, 1908.
1906. MINCHIN (M. A.), GRAY (A. C.) et TULLOCH (F. M.). — *Glossina palpalis* in its relation to *Trypanosoma gambiense* and other Trypanosomes *Proceedings of the Royal Society*, t. LXXVIII.
1907. MOORE (J. E. S.) and BREINL (A.). — Note on the Life Cycle of the Parasite of Sleeping Sickness. *Lancet*, CLXXII, 4 mai, pp. 1219-1220.
- 1908 a. MOORE (J. E. S.) et BREINL (A.). — The Life history of *Tr. equiperdum*. *Proc. Roy. Soc. B.*, t. LXXX.
- 1908 b. MOORE (J. E. S.) et BREINL (A.). — The Life history of *Tryp. Lewisi*. *Ann. of Trop. Med. a Paras.*, t. II, 3 juillet.
1892. MÜGGENBERG (F. H.). — Der Rüssel der Diptera Pupipara. *Arch. f. Naturg.* V, 58.

1903. NABARRO (D.) ; voir BRUCE et NABARRO 1903 ; BRUCE, NABARRO, GREIG, 1903.
1905. NABARRO (D.) et GREIG (E.). — Further Observations on the Trypanosomiasis (Human and Animal) in Uganda. *Rep. Sleeping Sickness Comm.* V. n° 10.
1892. NASSONOW. — Position des Strepsiptères dans le système selon les données du développement postembryonnaire et de l'anatomie. *Bull. Univ. Varsovie*, 2.
1908. NEAVE (Sheffield). — Distribution of *Glossina*. *British medical Journal*, 25 avril, p. 988.
1908. NEAVE (Sheffield). — *Portions of report on Work of Katanga medical commission*, may.
1907. NEWSTADT (R.), DUTTON (J. Ewerett) et TODD (John L.). — Insects and other Arthropoda collected in the Congo Free State, being the seventh interim Report of the Expedition of the Liverpool School of Tropical medicine to the Congo, 1903-05. *Annals of tropical Med. and Parasit.*, février, I, n° 1.
- 1908 a. NICOLLE (Ch.). — Culture des corps de Leishman isolés de la rate dans trois cas d'anémie splénique infantile. *Bull. Soc. Path. Exotique*, 12 février.
- 1908 b. NICOLLE (Ch.). — Culture du parasite du bouton d'Orient. *C. R. Acad. Sciences*, t. CXL, 13 avril.
- 1908 c. NICOLLE (Ch.). — Nouvelles acquisitions sur le Kala-Azar, cultures, inoculation au chien, étiologie. *C. R. Acad. Sciences*, t. CLXVI, 2 mars.
1909. NIELSEN (I. C.). — Iagttagelser over Entoparasitiske Muscidelarver Hos Arthropoder (Extrait de *Entomologiske Meddelelser*. 2, R. 4, Bd. Copenhagen) en danois et en anglais.
1906. NOVY (F. G.). — The Trypanosomes of tsetse flies. *Journ. Infect. Diseases*, t. III.
1904. NOVY (F. G.) et MAC NEAL (W. J.). — On the cultivation of *T. Brucei*, *Journ. of infect. diseases*, t. I, 2 janvier.
1905. NOVY (F. G.) and MAC NEAL (W. J.). — On the Trypanosomes of Birds, *Journ. infect. Diseases*, II.
1907. NOVY (F. G.) MAC NEAL (W. J.) et TORREY (H. N.). — The Trypanosomes of Mosquitoes and Other Insects, *Journ. Infect. Diseases*, vol. IV, n° 2, 10 avril.
1908. NUTTALL (G. H. F.). — The transmission of *Trypanosoma Lewisi* by Fleas and Lice, *Parasitology*, vol. I, n° 4, Déc.
1887. OSTEN SACKEN (Baron C. R.). — On Mr. Portchinski's publications on the larvæ of Muscidæ, *Berl. Entom. Zeitsch.* XXXI, 1.
1898. PANTEL (J.). — Le *Thrixion Halidayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la Biologie et l'Anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires ; *La Cellule*, t. XV.
1909. PANTEL (J.). — Sur l'unification du nombre des segments dans les larves de Muscides. *C. R. Ac. des sciences*, 25 janv.
- 1907 a. PATTON (W. S.). — Preliminary report on the development of the Leishman-Donovan body in the bed bug. *Scientif. mem. by off. of the med. a. san. dep. of the gov. of India*, nouv. série, n° 27.
- 1907 b. PATTON (W. S.). — Preliminary note on the Life-cycle of a species of *Herpetomonas* found in *Culex pipiens*. *British med. Journal*, 13 juillet, pp. 78-80.
- 1908 a. PATTON (W. S.). — The development of the Leishman-Donovan parasite, in *Cimex rotundatus*, 2° report. *Scient. mem. by off. of the med. a. san. dep. of the govern. of India* n. ser. n° 30.
- 1908 b. PATTON (W. S.). — The Life cycle of a species of *Crithida* parasitic in the intestinal tract of *Gerris fossarum*. *Arch. f. Protistenk.*, t. XII, pp. 131-146.
1908. PATTON et STRICKLAND. — A critical review of the relation of Blood-Sucking invertebrates to the Life cycles of the Trypanosomes of vertebrates, etc. *Parasitology*, vol. I, n° 4, déc.
1909. PATTON (W. S.). — The parasite of Kala-Azar and allied organisms. *Trans. of the Soc. of trop. med. a. Hyg.*, t. VI, f. 3. 15 janvier, pp. 113-141.
1908. PEARSON. — Sleeping Sickness. *British med. Journal*, 17 octobre, p. 1218.

1905. PFEIFFER (E.). — Ueber trypanosomenähnliche Flagellaten im Darm vom *Melophagus ovinus*, *Zeitschr. f. Hyg.*, 50, pp. 324-330.
1887. PORTCHINSKY. — Voir O. SACKEN.
1893. PRATT (H. S.). — Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen (Die Larve von *Melophagus ovinus*). *Arch. Naturg.*, 59.
1899. PRATT (H. S.). — The anatomy of the female genital tract of the Pupiparæ as observed in *Melophagus ovinus*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, V, 66.
1904. PROWAZEK (S.). — Die Entwicklung von einem mit der Trypanosomen verwandten Flagellaten (Vorläufige Mitteilung). *Arb. a. d. Kaiserl. Gesundh.*, XX, pp. 440-452, 7 fig., Berlin.
1905. PROWAZEK (S.). — Studien über Säugetiertrypanosomen. *Arb. a. d. Kaiserl. Gesundh.*, XXII.
1907. PROWAZEK (S. Von). — Voir HARTMANN, 1907.
1909. PROWAZEK (S. Von). — Kritische Bemerkungen zum Trypanosomen problem. *Arch. für Schiffs und Trop. Hygiene*, Bd. XIII, 10.
1879. RABINOWITCH (Lydia) et KEMPNER (Walter). — Beitrag zur Kenntniss der Blutparasiten, speciell der Rattentrypanosomen. *Zeitschr. für Hygien.*, XXX.
1909. RAY LANKESTER. — A treatise on Zoology. Part. I. Introduction and Protozoa first fascicule, London.
- 1734-1742. RÉAUMUR (R. A. F. de). — Mémoires pour servir à l'histoire naturelle et à l'anatomie des insectes, in 4^o, Paris, t. IV ; 10^e mém. Des mouches vivipares à deux ailes.
1907. ROBERTSON (M.). — Studies on a Trypanosome found in the Alimentary Canal of *Pontobdella muricata*, *Proc. Phys. Soc. Edinburgh*, VIII.
1830. ROBINEAU-DESVOIDY (J. B.). — « Essais sur les Myodaires » Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des sciences de l'Institut de France. Tome deuxième, pp. 389-390.
1907. RODHAIN. — Tr. humaine et animale dans l'Ubanghi. *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.* t. XI, mai 1907.
1904. ROGERS. — On the development of Flagellated Organisms (Trypanosomes) from the Spleen, Protozoic Parasites of cachexial fevers and Kala-Azar. *Quart. Journ. of microsc. Sc. t. t.* XLVIII, 3 nov., 4 pl.
1908. ROSENBUSCH. — Kern und Kernteilung bei Trypanosomen und *Halteridium*. *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.*, t. XII.
1907. ROSS (Ph). — Reports on Experiments to ascertain the Ability of Tsetse-Flies to convey *Trypanosoma gambiense* from infected to clean Monkeys, and on an Intracorpuseular stage of the *Trypanosoma* ; *Sleeping Sickness Comm. Report* n^o VIII, fév.
1908. ROSS (Ph). — Report on experiments carried out to ascertain wheter other species of *Glossina* besides *G. palpalis*, can carry the human Trypanosome from infected to non infected monkeys *East Africa protectorate*, App. II.
1906. ROUBAUD (E.). — Biologie larvaire et métamorphoses de *Siphona cristata* Fabr. Adaptation d'un Tachinaire à un hôte aquatique diptère, etc. *C. R. Acad. des sciences*, 18 juin.
1907. ROUBAUD (E.). — Transmission de *Trypanosoma dimorphon* par *Glossina palpalis*. *Ann. Inst. Pasteur*, XXI, 1907.
- 1908 a. ROUBAUD (E.). — Sur la reproduction et les variations du développement dans la *Glossina palpalis* Desv. *Comptes rendus Acad. des sciences*, 17 février t. CXLVI.
- 1908 b. ROUBAUD (E.). — Fixation, multiplication, culture d'attente des trypanosomes pathogènes dans la trompe des mouches tsétsé. *Comp. rendus Acad. sciences*, CXLVI, p. 423.
- 1908 c. ROUBAUD (E.). — Contribution à la biologie de *Glossina palpalis*. *Bull. Soc. de Pathol. exotique*, mai, t. I.

- 1908 d. ROUBAUD (E.). — Sur un nouveau Flagellé parasite de l'intestin des Muscides, au Congo français. *Comptes rendus Soc. de Biologie*, t. LXIV, 20 juin, p. 1106, fig. in texte.
- 1908 e. ROUBAUD (E.). — *Leptomonas Mesnili* n. sp. : nouveau Flagellé à formes trypanosomes de l'intestin de Muscides non piqueurs. *Comptes rendus Soc. de Biologie*, t. LXV, 4 juillet, p. 39, fig. in texte.
- 1908 f. ROUBAUD (E.). — Infection naturelle de la troniepe des glossines. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 1, n° 9, pp. 564-568.
1908. ROUBAUD (E.). — Voir MARTIN (Gustave), LEBŒUF et ROUBAUD.
1909. ROUBAUD (E.). — Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Gl. palpalis* R. Desv. *C. rendus Acad. sciences*, t. CXLVIII, n° 3, 18 janvier, pp. 195-197.
1903. SAMBON (L. W.). — Sleeping Sickness in the light of recent knowledge. — *Journ. of trop. med.*, 4^{er} juillet, p. 201-209.
1905. SANDER (Dr. L.). — Die Tsetsen (Glossinæ Wiedeman). *Archiv. für Schiffs-und Tropen-Hygiène*, t. IX.
1904. SCHAUDINN (F.). — Generations und Wirthswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochæte*. *Arb. K. Gesundheitsamte*. Berlin XX.
1905. SCHAUDINN (F.). — Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. *Verhandl. d. deutsch zool. Ges.*
1898. SCHIMPER (A. F. W.). — Pflanzen-geographie auf Physiologischer Grundlage. Iena, Fischer.
1856. — SCHIÖDTE (J. G.). — *Corotoca* og *Spirachta*; Staphyliner, som fæde levende Unger og ere Huvesdyr Ros en Termit. *Dansk. Vidensk. Selsk. Abhandl.* (5), V. 4, pp. 41, 59.
1905. SEKERA (E.). — Viviparität der sommertiere bei der Eumesostominen. *Zool. Anz.* Bd. XXVIII.
1906. SEMICHON (Louis). — Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Melli-fères solitaires. Thèse, Paris.
1909. SENN. — Flagellata; in Engler et Prantl : *Naturalischen Pflanzenfamilien*.
1902. SENN. — Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten. *Archiv. für Protistenkunde*, 1, Bd. 2.
1904. SERGENT (Edm. et Et.). — Evolution des hématozoaires de l'*Athene noctua*, d'après F. Schaudinn. Recherches expérimentales. *Comptes rendus, 6^e Congrès Internat de Zoologie*, p. 384-388.
- 1905 a. SERGENT (Edm. et Et.). — Hémamibes des oiseaux et moustiques : « Générations alternantes » de Schaudinn *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 58, pp. 57-59.
- 1905 b. SERGENT (Edm. et Et.). — *El Debab* Trypanosomiase des dromadaires de l'Afrique du Nord. *Ann. I. Past.*, t. 19, p. 17.
1906. SERGENT (Edmond et Etienne). — Etudes sur les trypanosomiasés de Berbérie. *Annales de l'Institut Pasteur*, août, pp. 665-681, n° 6.
1907. SERGENT (Edm. et Et.). — Etudes sur les Hématozoaires d'oiseaux, Algérie 1906. *Ann de l'Institut Pasteur*, t. XXI, pp. 251-280.
1908. SERGENT (Edm. et Etienne). — Sur la structure fine des sporozoïtes de *Plasmodium relictum* Grassi et Feletti. *C. R. Acad. sciences*, t. CXLVII, 24 août, p. 439, fig.
1837. SIEBOLD (C. Th. E. von). — Ueber die viviparen Musciden: *Froriep Neue Notizen aus dem Gebiete des natur-und Heilkunde* Bd. III, pp. 337-340.
1838. SIEBOLD (C. Th. E. von). — Ueber die weiblichen Geschlechtsorgane der Tachinen. *Wiegmann's Archiv. für naturgesch.*, Bd. IV, V, 1.
1839. SIEBOLD (von). — Ueber die inneren Geschlechtswerkzeuge der viviparen und oviparen Blattläuse. *Froriep's Notizen*, Bd. XII.
1905. SMEDELEY (Ralph. D.). — The cultivation of Trypanosomata. *Journ. of Hygien.* t. V, 40 janvier.

1906. STEPHENS (J. W.) et NEWSTEAD (R.). — The anatomy of the proboscis of biting Flies. *Liverpool School of tropical medicine* mém. XVIII. Reports of the expedition to the Congo 1903-1905.
1908. STRICKLAND, voir PATTON et STRICKLAND.
1907. STUHLMANN (Dr. Franz). — Beiträge zur kenntniss der Tsetsefliege (*Glossina fusca* und *Gl. tachinoides*). *Arb. aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte*, Berlin, t. XXVI.
1909. SWINGLE (L. D.). — A Study on the Life history of a Flagellate (*Crithidia melophagi*, n. sp.) in the alimentary tract of the Sheep-Tick (*Melophagus ovinus*). *Journal of Infect. Diseases*, 1 vol. 6, 18 février.
1908. THIROUX (A.), WURTZ (R.) et TEPPAZ (L.). — Rapport de la mission d'étude de la maladie du sommeil et des trypanosomiasés animales sur la petite côte et dans la région des Niayes au Sénégal. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXII, juillet.
1906. TODD. — Voir DUTTON et TODD.
1907. TODD. — Voir DUTTON, TODD et HANINGTON ; et NEWSTEAD, DUTTON et TODD, 1907.
1906. TOWER. — An investigation of the evolution of the Chrysomelid Beetles of the genus *Leptinotarsa*. Papers of the station for Experimental Evolution at Cold Spring Harbor New-York, n° 4. *Washington Carnegie Institution Publication*, n° 48.
1908. TOWNSEND. — A record of Résultats from rearings and Dissections of Tachinidæ. *U. S. Dépt. of Agriculture. Div. Entom. Technic Ser.* n° 42.
1905. TULLOCH (F.). — Voir GRAY et TULLOCH.
1906. TULLOCH (F.). — The internal Anatomy of *Stomoxys*; *Proceedings of the Royal Society*. B. vol. 77.
1906. TULLOCH. — Voir MINCHIN, GRAY et TULLOCH.
1908. WEINBERG (M.). — Substances hémotoxiques sécrétées par des larves d'Oestres. *C. R. Soc. de biologie*.
1905. WELLMAN. — Notes from Angola. *Journ. trop. méd.*, t. VIII, 1^{er} nov.
1830. WIEDEMANN (C. R. W.). — Aussereuropäische zweiflügelige Insekten. II.
1905. WILLIAMS. — Voir LEWIS et WILLIAMS.
- 1909 a. WOODCOCK (H. M.). — On the occurrence of Nuclear Dimorphism in a *Halteridium* parasitic in the Chaffinch and the probable connection of this parasite with a Trypanosome. *Quarterly journal of microsc. science*, janvier.
- 1909 b. WOODCOCK (H. M.). — The Hæmoflagellates, in Ray Lankester : A treatise on Zoology. Part. I.
1908. WURTZ — Voir THIROUX, WURTZ et TEPPAZ.
1908. ZUPITZA (Max.). — Ueber die Schlafkrankheitsfliege bei Duala (Kamerun) *Beihefte zum Archiv. fur Schiff und Tropenhygiène* XII, Beiheft II. Note préliminaire : Ueber Lebensgewohnheiten der *Gl. palpalis*, t. XII.

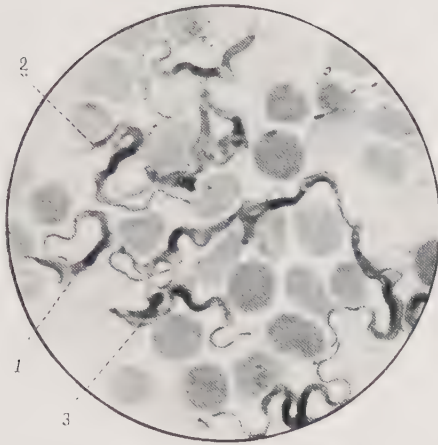


Fig. 1.

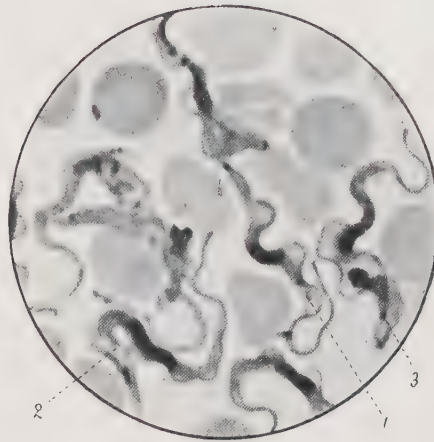


Fig. 2.



Fig. 4.

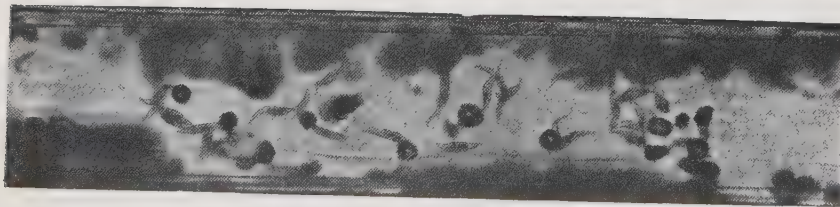


Fig. 3.



Fig. 5.

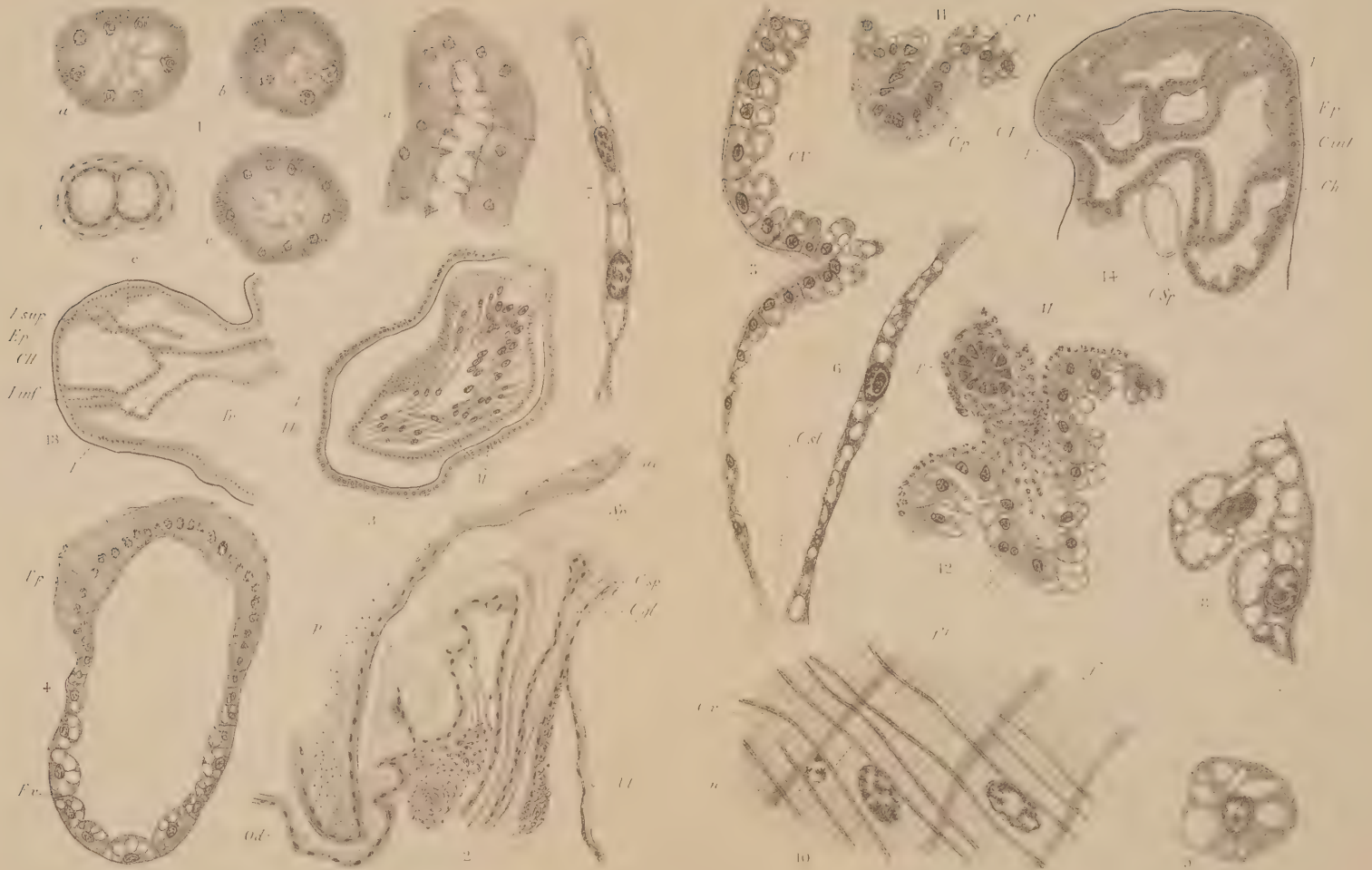
Fig. 6.



Jeantet, phot.

Bouchet, imp. Cusset.





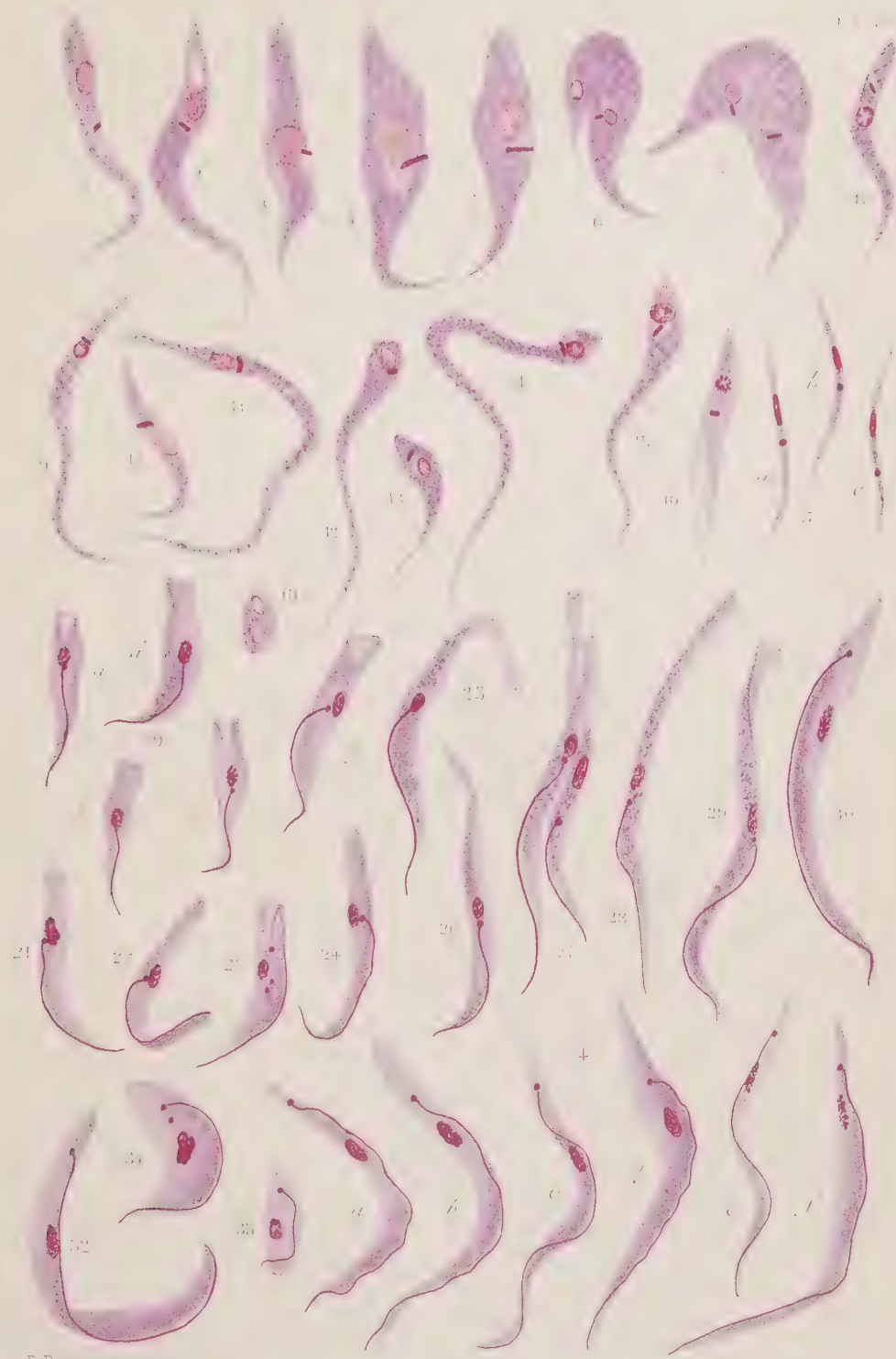
E. Roubaud del.

Imp. L. Infanteau, Paris.

V. Roubaud, lith.

Organisation des Glossines.

Evolution des Trypanosomes.



E. Roubaud, G. L.

Imp. A. Lefebvre, Paris.

v. Houssel, J. H.

Infection naturelle. G. palpalis.

Evolution des Trypanosomes



Imp. L. Lalouette, Paris

Trypanosoma Brucei.

Evolution des Trypanosomes.



E. Roubaud del.

Imp. L. Lefranc, Paris

V. o s. d. h.

Trypanosoma Bruce

Evolution des Trypanosoma



E. Roubaud del.

Imp. L. Latourne Paris.

V. Roussel lith.

Trypanosoma Congolense

Explication des planches

Planche I

Fig. 1 et 2. — *Trypanosoma gambiense* dans le sang. 1 forme normale ; 2 début de division : étirement du centrosome ; 3 stade de division plus avancé. Gross. : fig. 1: 900 ; fig. 2, 1.450.

Fig. 3. — Jeune *Gl. palpalis* extraite de la pupe au moment de l'éclosion ; vue latéro-ventralement. Le moignon de l'aile droite commence à se dérouler ; les palpes et la trompe sont rabattus à la face ventrale avec les pattes ; $\times 4$.

Fig. 4. — *Gl. palpalis* ♂, vue latéralement. Les palpes sont relevés et la trompe rabattue vers le bas pour la piqûre ; $\times 2,5$.

Fig. 5. — *Gl. palpalis* vue dorsalement, les ailes au repos ; $\times 2,5$.

Fig. 6. — Trypanosomes fixés dans la trompe. Portion du labre d'une Glossine infectée vu par la face interne. Infection expérimentale (*T. Brucei*). Les corps ronds sont des hématies provenant du sérum qui a servi à la préparation ; $\times 340$.

Toutes les figures de la planche I sont des photographies directes.

Planche II

Fig. 1. — Larve de *Gl. palpalis* ayant achevé sa croissance. *Pr.*, protubérances caudales ; *C*, cavité interprotubérantielle ; *S*, l'un des sillons (dorsal) de la face externe des protubérances ; $\times 13$.

Fig. 2. — Jeune pupe de *Gl. palpalis* : $\times 13$.

Fig. 3. — Larve de *Gl. palpalis* quelques heures après l'éclosion et au moment de la mue. Vue latérale. *Pr.*, protubérances postérieures ; *tr.*, tronc trachéen principal vu par transparence ; *P.*, prolongements antenniformes du segment buccal ; *ex.*, restes de la première mue encore adhérents à la paroi pharyngienne ; $\times 35$.

Fig. 4. — Segment céphalique d'une larve de 3 mm. vu antérieurement. *O.*, orifice buccal ; *P.*, prolongements antenniformes ; *II*, segment post-céphalique ; $\times 60$ env.

Fig. 5. — Partie postérieure d'une larve de 3 mm. vue dorsalement. *Pr.*, protubérances postérieures à travers lesquelles on aperçoit par transparence les troncs trachéens ; *O.*, ori-

fice stigmatique; *Ch.*, surface chitineuse unissant les deux protubérances et masquant l'espace interprotubérantiel; $\times 60$.

Fig. 6. — Région postérieure d'une jeune larve de 4 mm. 5; vue postéro-ventrale. XII, segment anal; *An.*, trace de l'orifice anal; XIII, segment porteur des protubérances; *S*, *S'*, les deux sillons superficiels, dorsal et ventral, des protubérances; *O. St.*, orifices respiratoires; $\times 65$.

Planche III

Fig. 1. — Coupes des glandes utérines. *a*, *b*, ramifications jeunes; *c*, *d*, branches plus âgées dont la lumière est revêtue de prolongements chitineux; *e*, coupe transversale du conduit excréteur commun. Sublimé alcool. Oc. 4 comp. Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 2. — Coupe sagittale de la papille (tétine) utérine. La coupe est renversée, l'extrémité ventrale de la papille tournée vers le haut. *Ut.*, paroi de l'utérus; *Od.*, débouché de l'oviducte impair; *P.*, épaissement de la couche chitineuse de la papille; *C. sp.*, point de débouché du conduit des spermathèques; *Sp.*, paquets de spermatozoïdes; *C. gl.*, conduit excréteur des glandes nourricières qui débouche à l'extrémité de la papille. Sublimé alcool. Oc. 4 comp. Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 3. — Coupe horizontale de la *langue* d'une jeune larve, incluse dans la cavité pharyngienne. La coupe passe au-dessus de l'orifice buccal. *Ph.*, paroi épithéliale du pharynx et son revêtement chitineux; *L.*, paroi épithéliale de la langue; *M.*, fibres musculaires. Sublimé alcool. Oc. 4 comp. Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 4. — Coupe oblique de la partie initiale de l'intestin moyen larvaire; zone de contact avec le proventricule. Perenyi. *Ep.*, épithélium compact du proventricule; *E. v.*, épithélium vacuolisé de l'intestin moyen. Oc. 4 comp. Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 5. — Passage de l'épithélium du tube intestinal antérieur à l'épithélium aplati du sac stomacal. *C. V.*, hautes cellules vacuolisées; *C. St.*, cellules comprimées du sac stomacal. Bouin. Oc. 4 comp., Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 6. — Une cellule aplatie et vacuolisée du sac stomacal chez une larve de 5 mm. Sublimé alcool. Oc. 4 comp. Obj. 1/18 imm. Ch. Claire Stiass.

Fig. 7. — Deux cellules du sac stomacal chez une larve très jeune de 2 mm. 5; Perenyi. Oc. 4 comp. Obj. 1/18 imm.. Ch. Claire Stiass.

Fig. 8. — Deux cellules du tube intestinal postérieur chez une larve très jeune de 2 mm. 5. Perenyi. Oc. 4 comp. Obj. 1/18 imm. Ch. Claire Stiass.

Fig. 9. — Un élément du corps adipeux de la même larve. Même composition optique.

Fig. 10. — Fragment étalé de la paroi du sac stomacal, vu par la face externe. Larve de 2 mm. 5. *C. v.*, base d'un élément épithélial vacuolisé; *n.*, son noyau; *f*, *fr.*, double système de fibres musculaires obliques. Sublimé alcool. Oc. 4 comp. Obj. 1/18 imm. Ch. Claire Stiass.

Fig. 11. — Coupe transversale au niveau de la gouttière du tractus intermédiaire qui rattache le rectum à l'intestin moyen. Les cellules vacuolisées *C. v.* du tube intestinal moyen perdent leurs vacuoles au niveau de l'invagination qui donne naissance au tractus. *C. p.*, cellules compactes du tractus. Larve de 2 mm. 5. Subl. alcool. Oc. 4 comp. Obj. 7. Ch. Claire Stiass.

Fig. 12. — Même coupe à un niveau plus bas. Le tractus intermédiaire *T.* à lumière virtuelle est complètement individualisé, rattaché à la paroi vacuolisée de l'intestin moyen par des éléments musculaires à caractère embryonnaire, *M.*; même composition optique.

Fig. 13. — Coupe sagittale d'une protubérance dans sa partie moyenne, chez une larve jeune. *Ep.*, paroi épithéliale plus ou moins épaissie de la protubérance; *CH*, cuticule chitineuse. *L. sup.*, *L. inf.*, les deux lames internes produites par l'invagination locale de l'épi-

thélium : *Tr.*, base du tronc trachéen principal ; *I*, ramification inférieure en rapport avec la lame inférieure ; *C.*, tractus cellulaire rattachant à la lame supérieure la courte ramification supérieure. Larve de 4 mm. Sublimé alcool. Oc. 6 comp. Obj. 2. Ch. Claire Stias.

Fig. 14. Coupe transversale d'une protubérance dans sa partie moyenne. *Ep.*, *Ch.*, épithélium et sa cuticule ; *C. int.*, cavité intérieure de la protubérance ; *L*, *L'*, section des deux lames internes et des trons trachéens qui s'y rattachent ; *C. L.*, lumière d'un de ces trons trachéens ; *C. Sp.*, coupe du canal chitineux spiralé, extérieur à la protubérance, qui aboutit au stigmate fonctionnel. Larve de 2 mm. 5; Perenyi. Oc. 4 comp. Obj. 4. Ch. Claire Stias.

Planche IV

Trypanosomes sauvages de « Gl. palpalis ». Gross. 2.500

Fig. 1 à 8. — Parasites sans flagelle de l'intestin d'une Glossine. Infection naturelle. 1, 2, 3, formes jeunes ; 4, 5, formes adultes ; 6, 7, formes en division.

Fig. 8 à 18. — Différentes formes d'un parasite du même type rencontré dans l'intestin d'une autre Glossine. 8 à 11, formes à extrémité postérieure pointue ; 12 à 15, formes à extrémité postérieure arrondie ; 16, décollement du corps protoplasmique offrant l'aspect d'une membrane ondulante ; 17, *a*, *b*, *c*, formes *spirochètiennes* de divisions multiples ; 18, forme d'involution figurant un kyste.

Fig. 19 à 34. — Trypanosome du type *congolense-dimorphon* ; infection totale. 19 à 29, formes *Leptomonas* de la trompe ; 19 à 25, formes courtes tronquées ; 25 à 29, formes *longues* ; 30, 31, 32, formes *trypanosomes* de la trompe ; 33, forme d'involution du rectum ; 34, *a-f*, trypanosomes de l'intestin et de l'œsophage à différents niveaux.

Planche V et VI. *Trypanosoma Brucei*.

Formes fixées de la trompe ; infection expérimentale. Gross. 2.500

Planche V. — Fig. 1-18. — 1/4 d'heure après le repas infectant. 1, trypanosome normal en division ; 2-7, formes courtes de transition à centrosome postérieur ou latéral ; 8, forme de division à centrosome latéral ; 9, 10, formes à centrosome postérieur ; 11, 12, division du flagelle et rapport de l'une des racines avec le noyau ; 13, émission d'un corps chromatique (centrosome ?) par le noyau ; rapports du flagelle et du noyau ; 14, 15, formes à centrosome nettement antérieur ; 16, forme trapue ; dégénérescence d'une partie de la racine flagellaire ; 17, forme à centrosome antérieur ; division du flagelle ; 18, division ou conjugaison.

Fig. 19-32. — 1 heure après le repas infectant. 19, 20, formes jeunes ; 20, division du noyau ; 21-26, formes intermédiaires ; 22, forme en division ; 28-32, grandes formes à extrémité postérieure étirée ; 31, divisions multiples du flagelle ; 32, étirement et déformation du noyau.

Planche VI. — Fig. 33 et 34. — 48 heures après le repas infectant. La figure 34 montre des condensations flagellaires et le centrosome juxta-nucléaire.

Fig. 35-66. — 2 jours 1/2 à 3 jours après le repas infectant. 35, 37, formes normales ; 36, forme à une seule masse chromatique ; 38, division longitudinale inégale ; 39, forme en division à centrosome juxta-nucléaire ; 40-52, divers aspects de formes longues ou tronquées ; 51, dégénérescence du noyau ; granules chromatiques en rapport avec le centrosome ; 53, division ; 54, forme de transition vers le trypanosome ; 55-58, *trypanosomes* atypiques ; 59-66, différents stades d'involution.

Planche VII. *Trypanosoma congolense*.

Formes fixées de la trompe ; infection expérimentale. Gross. 2.500

Fig. 1 à 19. — 2 heures après le repas infectant. 1, 9, émission par le noyau d'un bâtonnet chromatique dans la direction des flagelles ; 2, 4, 12, 16, centrosome dilaté, rapports particuliers avec le noyau dans 16 ; 6, 11, divisions : cf. condensations flagellaires ; 7, divisions multiples par dédoublement des flagelles ; 8, rosace ; 13, 18, divisions ; 17, dédoublement flagellaire typique.

Fig. 19-32. — 3 jours 1/2 après le repas infectant. 19-21, formes courtes ; 20, 21, montrent la division flagellaire sans celle du noyau ; 22-26, formes longues à extrémité postérieure étirée ; 27, 28, formes de transition vers le trypanosome ; passage du centrosome à l'extrémité postérieure ; 29-32, trypanosomes normaux typiques.

Fig. 33. — a, b, c, d, 4^e jour après le repas infectant. Formes *trypanosomes* fixées d'un type unique.

Planche VIII. *Trypanosoma Cazalboui* ; *T. congolense*.

Formes fixées de la trompe ; infection expérimentale. Gross. 2.500

Fig. 1 à 12. — *T. cazalboui*. 4^e jour après le repas infectant. 1, forme courte ; 2, 7, 8, 9, 10, formes intermédiaires ; 3, 4, 5, 6, formes géantes à extrémité postérieure filamenteuse ; 11, 12, *trypanosomes* typiques, l'un en voie de division.

Fig. 13 à 40. — *T. gambiense*. 13 à 18, 1 heure après le repas infectant ; 19 à 31, 48 heures après le repas infectant ; 33-40, 5^e jour après le repas infectant ; 19, division atypique avec centrosome postérieur.

Table des Matières

NOTA. — Les nombres entre parenthèses indiquent la pagination de la thèse, les premiers indiquent la pagination du Rapport de la Mission d'Etudes de la Maladie du Sommeil.

	Pages
INTRODUCTION	(1)

PREMIÈRE PARTIE

Recherches sur la biologie et les adaptations de la *Glossina palpalis*

	Pages
Généralités, habitat, migrations.	383 (7)
Distribution géographique	384 (8)
Habitat, ses conditions	388 (12)
Influence de la nutrition sur la localisation. — Gîtes	390 (14)
Différents types de gîtes. — Influence des saisons sur la dispersion de la Glossine	396 (20)
Migrations naturelles des Glossines	399 (23)
Nutrition. — I. Particularités anatomiques	405 (29)
II. Régime alimentaire. — Hôtes	409 (33)
III. Heures des piqûres et de l'apparition de la mouche	411 (35)
IV. Préhension du sang. — Digestion	412 (36)
V. Influence de la température et de l'humidité atmosphérique sur la nutrition	416 (40)
Reproduction. — I. Méthodes d'études	421 (45)
II. Le sexe	424 (48)
a) Les mâles. — Fréquence relative et caractères	425 (49)
b) Les femelles. — Différences biologiques	426 (50)
III. Appareil génital. — Organisation	427 (51)
Disposition comparée de l'appareil femelle chez les Pupipares	433 (57)
IV. Physiologie de la reproduction. — a) Fonctionnement des ovaires	436 (60)
b) Descente de l'œuf dans l'utérus. Autorégulation de la gestation	437 (61)
c) Durée du développement embryonnaire intra-utérin	439 (63)
d) Vie larvaire intra-utérine : sa durée	440 (64)
e) Emission des larves ou ponte	443 (67)

	Pages	Pages
f) Accidents de la gestation	447	(71)
g) Modifications expérimentales du fonctionnement de l'appareil reproducteur.	448	(72)
1. <i>Action de la chaleur</i>	449	(73)
2. <i>Action de l'humidité</i>	451	(75)
h) Conditions physiques de la reproduction des femelles	452	(76)
La Larve. — I. Morphologie externe	453	(79)
II. Anatomie microscopique de la région stigmatifère	460	(84)
Rapports des troncs trachéens avec les protubérances	463	(87)
III. Modifications adaptives de l'appareil digestif larvaire	465	(89)
Adaptations similaires de l'appareil digestif chez les larves des Pupipares.	472	(96)
Le Déterminisme biologique de la Pupiparité. — Facteurs primaires de convergence entre les Glossines et les Hippoboscides	478	(102)
La Nymphe ou Pupe.	488	(112)
Influence de divers facteurs sur les Pupes	490	(114)
a) Action de l'eau et de l'humidité du sol.	491	(115)
b) Action des températures inférieures à la normale	492	(116)
c) Action de la chaleur : 1 ^o <i>Action d'une température diurne de 30° C. déterminant une moyenne journalière de 28° C.</i>	493	(117)
2 ^o <i>Action d'une température diurne de 32-33° C. succédant à la précédente</i>	494	(118)
3 ^o <i>Action d'une température ménagée de 35° C.</i>	495	(119)
4 ^o <i>Action directe des rayons solaires</i>	495	(119)
d) Action de la température sur la coloration et la nervation.	497	(121)
Moyens de destruction des Glossines. — a) Ennemis naturels.	501	(125)
b) Destruction par l'homme : le débroussaillage	502	(126)

DEUXIÈME PARTIE

Les Trypanosomes pathogènes et la *Glossina palpalis*

Historique	511	(135)
Etude des Trypanosomes d'infection naturelle.	520	(144)
a) Infection naturelle à <i>T. Grayi</i> Novy et formes voisines	523	(147)
b) Infection naturelle à <i>T. congolense</i> Broden (vel <i>dimorphon</i>).	529	(153)
Etude de l'infection expérimentale des Glossines. — I. Infection intestinale.	533	(157)
Destinée des trypanosomes contenus dans l'intestin. Culture intestinale.	540	(164)
Non-spécificité de la culture intestinale. — Culture chez les Stomoxes et les Moustiques	542	(166)
II. Infection de la Trompe.	543	(167)
Evolution des trypanosomes dans le liquide salivaire ; ses caractères	549	(173)
Conditions de fréquence du phénomène ; sa durée.	552	(176)
a) <i>Trypanosoma Brucei</i>	553	(177)
b) <i>Trypanosoma congolense</i>	555	(179)
c) <i>Trypanosoma gambiense</i>	556	(180)

	Pages	Pages
d) <i>Trypanosoma Cazalboui</i>	559	(183)
Caractères morphologiques des parasites fixés	563	(187)
I. <i>Trypanosoma Brucei</i>	564	(188)
II. <i>Trypanosoma congolense</i>	566	(190)
III. <i>Trypanosoma Cazalboui</i>	569	(193)
IV. <i>Trypanosoma gambiense</i>	570	(194)
Différentes formes du cycle évolutif dans la salive ; son caractère autoga- mique	571	(195)
Types d'évolution divers des Trypanosomes chez les Glossines	576	(200)
Relations des Trypanosomes pathogènes des mammifères avec les « Leptomonas » intestinaux des insectes	577	(201)
Limite morphologique des genres <i>Herpetomonas</i> , <i>Leptomonas</i> , <i>Crithidia</i>	578	(202)
Identité des <i>Leptomonas</i> et des <i>Trypanosoma</i>	585	(209)
Cycle évolutif des <i>Leptomonas mirabilis</i> et <i>Mesnili</i>	588	(212)
<i>Evolution comparée des Leptomonas chez les Pycnosomes et des Trypa-</i> <i>nosomes chez les Glossines</i>	591	(215)
Relations des Trypanosomes du sang avec les Hémocytozoaires.	596	(220)
Rôle étiologique de la « Glossina palpalis ». Eude expérimentale. — I. Transmission par les formes de culture intestinale.	599	(223)
II. Transmission mécanique par le sang virulent contenu dans la trompe. Expériences comparatives de transmission directe par des agents autres que les Glossines	601 603	(225) (227)
III. Transmission par les Trypanosomes fixés de la trompe.	605	(229)
Expériences d'inoculation de trompes infectées. — 1. Infection expé- rimentale.	609	(233)
2. Infection naturelle.	610	(234)
IV. Rôle des Glossines dans l'étiologie des trypanosomiasés.	624	(248)
<i>Rôle spécial de la palpalis dans la transmission du trypano-</i> <i>some humain</i>	627	(251)
<i>Rôle particulier de la palpalis dans la transmission des virus</i> <i>animaux</i>	628	(252)
Résumé général et Conclusions		(257)
Index bibliographique		(264)
Explication des planches		(273)

